



Уральский
федеральный
университет

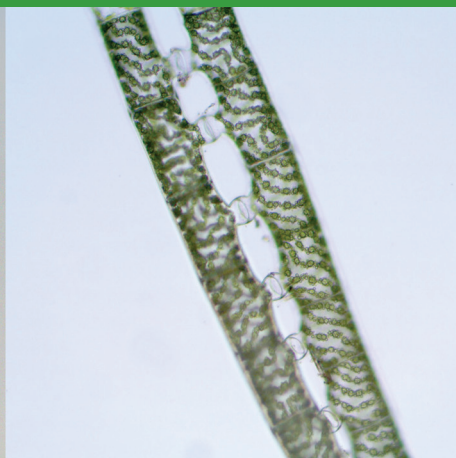
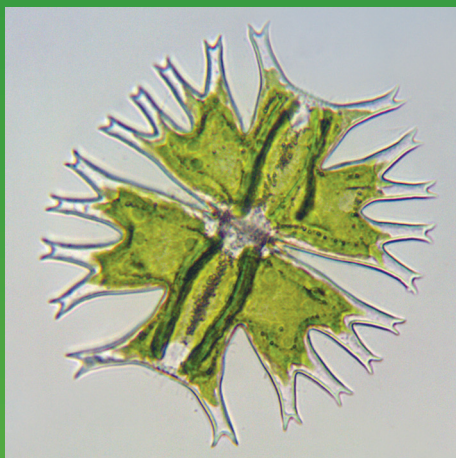
имени первого Президента
России Б.Н. Ельцина

Институт естественных наук
и математики

ВОДОРΟΣЛИ

Цианобактерии, красные, зеленые
и харовые водоросли

Учебно-методическое пособие



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
УРАЛЬСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ ПЕРВОГО ПРЕЗИДЕНТА РОССИИ Б. Н. ЕЛЬЦИНА

ВОДОРΟΣЛИ

Цианобактерии, красные,
зеленые и харовые водоросли

Учебно-методическое пособие

Рекомендовано методическим советом УрФУ
для студентов, обучающихся по программе бакалавриата
по направлениям подготовки 06.03.01 «Биология»,
05.03.06 «Экология и природопользование»

Екатеринбург
Издательство Уральского университета
2017

УДК 582.26/.27(07)
Б624

А в т о р ы:

А. Г. Пауков, А. Ю. Тептина, Н. А. Кутлунина,
А. С. Шахматов, Е. В. Павловский

Р е ц е н з е н т ы:

кафедра ботаники Алтайского государственного университета
(заведующий кафедрой доктор биологических наук,
профессор М. М. Силантьева);
Л. В. Снитко, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник биологического отдела
Ильменского государственного заповедника

П о д о б щ е й р е д а к ц и е й

кандидата биологических наук А. Г. Паукова

Водоросли : Цианобактерии, красные, зеленые и харовые
водоросли : учеб.-метод. пособие / А. Г. Пауков, А. Ю. Тептина,
Н. А. Кутлунина, А. С. Шахматов, Е. В. Павловский ; [под общ.
ред. А. Г. Паукова] ; М-во образования и науки Рос. Федера-
ции, Урал. федер. ун-т. — Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та,
2017. — 204 с.

ISBN 978-5-7996-2050-9

В учебно-методическом пособии содержится информация о разнообразии, особенностях строения, экологии и систематике водорослей, а также методика сбора и обработки проб водорослей пресноводных водоемов. Приводится характеристика цианобактерий, красных, глаукофитовых, зеленых и харовых водорослей. Даны описания 141 рода водорослей, включающие их анатомо-морфологическую и экологическую характеристику. Приведены диагностические ключи для определения водорослей окрестностей биологической станции УрФУ.

Для студентов-биологов, экологов, аспирантов, исследователей, преподавателей вузов и школ, ботаников-любителей.

УДК 582.26/.27(07)

ПРЕДИСЛОВИЕ

В ходе полевой практики по ботанике, а также на занятиях по биоразнообразию студенты биологического факультета УрФУ знакомятся с водорослями пресноводных водоемов Урала, учатся проводить сбор, обработку проб и определение водорослей разных систематических групп. Большую сложность при изучении материала создавало отсутствие определительной литературы. Данное пособие является результатом исследования биоразнообразия водорослей в ходе летней полевой практики и на большом спецпрактикуме в окрестностях биостанции УрФУ и в г. Екатеринбурге, а также научной работы студентов и магистрантов кафедры ботаники. Чтобы издание можно было использовать в других районах Среднего Урала, список видов был расширен за счет включения широко распространенных видов водорослей, которые приводятся в сводных списках для данного и соседних регионов [Бутакова, Станиславская; Снитко, 2002, 2009; Снитко, Сергеева; Снитко, Рогозин; Ярушина и др.; Снитко, Снитко, 2015].

Пособие знакомит с современными методиками сбора, обработки и хранения проб водорослей, способами идентификации родов и видов, позволяющими студентам освоить навыки проведения данных работ и использовать их в дальнейшем самостоятельно. Особенностью пособия является наличие определительных ключей по нескольким систематическим группам, снабженных фотографиями, в основном выполненными авторами, и рисунками. В пособии дается общая систематическая, анатомо-морфологическая и экологическая характеристика водорослей, общее описание и характеристика родов сине-зеленых, зеленых и красных водорослей, а также включены определительные таблицы для этих групп. Систематическое положение и названия видов и родов приведены в соответствии с базой данных Algaebase [Guiry, Guiry]. Фотографии выполнены авторами или взяты из литературных источников и интернет-сайтов (<http://protist.i.hosei.ac.jp>; <http://galerie.sinicearasy.cz/galerie/chlorophyta>).

Учебно-методическое пособие, прежде всего, предназначено для студентов и аспирантов биологического факультета УрФУ, а также других вузов и всех специалистов и любителей, интересующихся данным вопросом.

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на то, что современные генетические данные говорят о том, что водоросли не представляют собой отдельную филетическую группу, а являются эукариотами различного происхождения, получившими в качестве эндосимбионта цианобактерию или образовавшиеся в результате эндосимбиогенеза разных эукариотических организмов, термин «водоросли» является очень удобным, и, в соответствии с классическим пониманием этого термина, мы будем относить к водорослям как эукариотические, так и прокариотические фотосинтетические организмы, характеризующиеся отсутствием тканей и органов.

Водоросли отличаются большим разнообразием. По разным оценкам, количество видов водорослей составляет от 30 тыс. до более 1 млн [Guiry; Guiry, Guiry]. И хотя не определены объемы групп водорослей и часто само понятие вида в различных отделах и классах, по самым консервативным оценкам насчитывается около 72 500 видов водорослей.

Водоросли — вездесущие организмы. Они встречаются в различных местообитаниях и играют важную роль в экосистемах. Вопреки бытующему мнению, водоросли распространены не только в воде, но и на суше. Они обычны в поверхностном слое почвы, на поверхности камней, коре деревьев и других увлажненных субстратах. Существуют нивальные виды, встречающиеся в горах на поверхности снега.

Большинство водорослей являются фототрофными организмами, также существуют миксотрофные виды, получающие энергию как в процессе фотосинтеза, так и путем поглощения органического углерода. Некоторые одноклеточные виды зеленых и золотистых водорослей, эвгленовые, динофлагелляты и другие проявляют себя как гетеротрофы и даже паразиты. Они не имеют фотосинтетического аппарата и используют исключительно внешние источники энергии.

Водоросли демонстрируют широкий спектр типов морфологической организации, репродуктивных стратегий, от простого деления клеток до сложных форм полового размножения. Эволюция процессов размножения, морфологии и жизненного цикла водорослей привела к появлению около 450 млн лет назад высших растений.

Огромную роль водоросли играют в функционировании экосистем и жизни человека. Они являются важнейшими первичными продуцентами, как свободноживущими, так и образующими симбиотические взаимоотношения. Водоросли участвуют в первичных сукцессиях на почве и каменистых субстратах. Цианобактерии — важнейшие азотфиксаторы, они связывают в некоторых полупустынных регионах до 5 кг азота на гектар. Именно цианобактерии были теми организмами, которые около 2 млрд лет назад, благодаря появлению оксигенного фотосинтеза, изменили общий характер атмосферы с восстановительного на окислительный. Человек широко использует водоросли как источник пищи, микроэлементов, витаминов, химических веществ.

Изучение водорослей способствует пониманию их роли в функционировании экосистем, выработке правильного подхода к вопросам охраны этих организмов и уменьшения вредного воздействия, которое влечет за собой неконтролируемое развитие водорослей.

ВОДОРОСЛИ И ИХ ХАРАКТЕРИСТИКА

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ВОДОРОСЛЕЙ

Традиционно водорослями называют организмы, осуществляющие окислительный фотосинтез, у которых отсутствуют стерильные ткани вокруг половых репродуктивных структур [Bold, 1973]. Термин «водоросли» является собирательным для огромной группы эукариотических организмов и прокариот, имеющих разное происхождение и не обязательно родственных друг другу. Существует несколько отдельных филогенетических ветвей эукариот, которые эволюционировали независимо друг от друга и содержат фотосинтезирующие организмы.

В соответствии с современными представлениями *зеленые* и *харовые водоросли*, наряду с настоящими *наземными растениями*, образуют подцарство Viridiplantae, которое, в свою очередь, вместе с *красными водорослями* и *глаукофитами* (вместе образующими подцарство Biliphyta) формирует обособленную ветвь в филогенетическом древе — царство Archaeplastidae или Plantae [Cavalier-Smith, 1998; Keeling; Lewis, McCourt].

К ветви Chromalveolata (или царство Chromista) относится отдел Ochrophyta, в который входят бурые, желто-зеленые, золотистые, синуровые и некоторые другие классы водорослей. В особые отделы в пределах царства выделены диатомовые, криптофитовые и гаптофитовые водоросли. Среди нефотосинтезирующих организмов им родственны опалины, лабиринтулиды и оомицеты [Guiry, Guiry].

К царству Chromista относятся также динофитовые водоросли, которые вместе с инфузориями, апикомplexами и коллоделлидами включаются в отдел Miozoa (Alveolata).

Отдел Euglenophyta, объединяемый многими исследователями в Excavata, относится к царству Protozoa и включает эвгленовые водоросли, а также паразитические и свободноживущие жгутиконосцы, такие как кинетопластиды, диплонемиды и др.

Хлорарахниофиты — единственные автотрофы среди группы Rhizaria (Корненожки). Это организмы, отличающиеся развитием обычно довольно длинных выростов — ложноножек (рис. 1). Родственными хлорарахниофитам гетеротрофными организмами являются церкомонады и филозные раковинные амёбы (эуглифиды), некоторые солнечники и радиолярии, а также паразитические организмы — плазмодиофоры и гаплоспоридии [Keeling, 2004] (рис. 2). По другим представлениям, корненожки под названием Cercozoa относятся к царству Chromista наравне с Bacillariophyta, Cryptophyta, Miozoa и Ochrophyta.

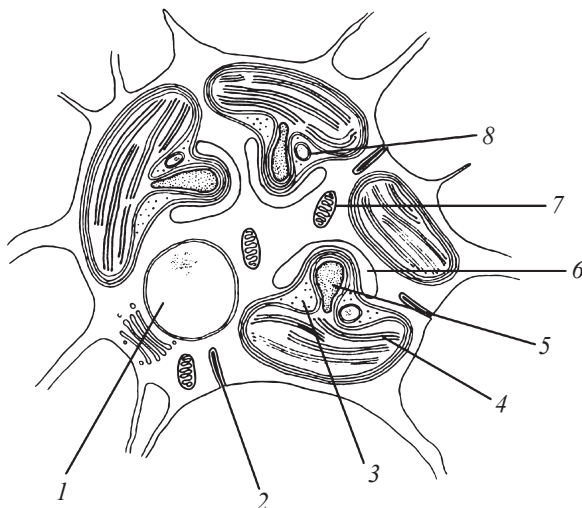


Рис. 1. Строение клетки хлорарахниофит:

1 — ядро; 2 — трихоциста; 3 — рибосомы; 4 — тилакоид; 5 — пиреноид; 6 — парамитохондриальное зерно; 7 — митохондрия; 8 — нуклеоморф [по: Fyklogická...]

Ниже приведена обобщенная систематика фотосинтезирующих организмов [Guiry, Guiry].

Царство Plantae (Archaeplastida)

Подцарство Viridiplantae

Отдел Chlorophyta — Зеленые водоросли

Отдел Charophyta — Харовые водоросли

Отдел Tracheophyta — Высшие растения

Подцарство Biliphyta

Отдел Glaucophyta — Глаукофитовые водоросли

Отдел Rhodophyta — Красные водоросли

Царство Chromista

Отдел Ochrophyta

Класс Chrysophyceae — Золотистые водоросли

Класс Synurophyceae — Синуровые водоросли

Класс Xanthophyceae — Желто-зеленые водоросли

Класс Phaeophyceae — Бурые водоросли

Класс Rhaphidophyceae — Рафидофитовые водоросли

Класс Bolidophyceae — Болидофидеи водоросли

Класс Dictyochophyceae — Диктиохофидеи водоросли

Класс Pelagophyceae — Пелагофидеи водоросли

Класс Phaeothamniophyceae — Феотамниевые водоросли

Отдел Bacillariophyta — Диатомовые водоросли

Отдел Cryptophyta — Крптофитовые водоросли

Отдел Haptophyta — Гаптофитовые водоросли

Отдел Miozoa (Alveolata)

Класс Dinophyceae — Динофлагелляты

Отдел Cercozoa (Rhizaria)

Класс Chlorarachniophyceae — Хлорарахниофиты

Царство Protozoa

Excavata

Отдел Euglenophyta — Эвгленовые водоросли

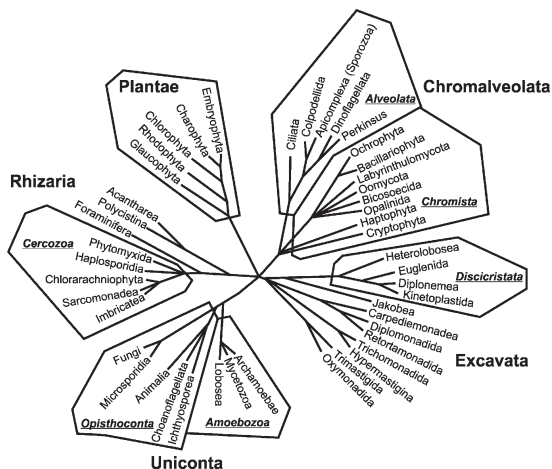


Рис. 2. Дерево эукариотических организмов [по: Keeling, p. 1482]

Эволюция хлоропластов автотрофных эукариот

Появление фотосинтеза у эукариот произошло путем эндосимбиогенеза с цианобактериями около 1,5 млрд лет назад. Однако разнообразие фотосинтетических организмов свидетельствует о том, что этот процесс происходил неоднократно. Примером уникального организма, не включенного в приведенную выше систему, является раковинная амeba *Paulinella chromatophora* Lauterborn. Она представляет собой облигатный симбионт с *Synechococcus*-подобной цианобактерией. Возраст данного симбиоза насчитывает около 60 млн лет [Nowak et al.]. Хроматофоры *Paulinella* очень похожи внешне на свободноживущий *Synechococcus*, однако не способны выживать вне клетки хозяина, поскольку лишены ряда важнейших генов, кодирующих аминокислоты и коферменты.

Идея о симбиогенезе при формировании растительных и животных клеток, согласно которой хлоропласты являются симбиотическими цианобактериями, была предложена русским ученым-лихенологом К. С. Мережковским [Mereschkowsky]. Позднее, в 1909 г., он опубликовал работу, в которой выдвинул теорию «двух плазм» и ввел термин «симбиогенез» [Мережковский]. Теория была негативно воспринята современниками, но позднее подтверждена работами Л. Маргулис [Margulis].

Еще до подтверждения теории К. С. Мережковского был открыт организм, который демонстрирует удивительные возможности существования в симбиотическом состоянии. В 1933 г. австралийский биолог Дж. Сазерленд открыл *Myxotricha paradoxa* Sutherland — одноклеточный организм, живущий в кишечнике термитов и способствующий перевариванию целлюлозы. Позднее было показано, что реснички на его поверхности — это многочисленные бактерии (трепонемы и спирохеты), а функции митохондрий выполняют аэробные бактерии.

Появление хлоропластов в эукариотических клетках происходило неоднократно. Наиболее древние фотосинтетические эукариотические организмы — глаукофиты и красные водоросли, а также зеленые водоросли. Хлоропласты этих водорослей имеют две оболочки, происходящие от двух мембран грамотрицательной цианобактерии, наружная оболочка — мембрана пищеварительной

вакуоли — редуцируется. Хлоропласты у этих водорослей возникли, таким образом, в результате первичного эндосимбиоза. При этом у глаукофитовых и красных водорослей сохраняются фикобилисомы — белковые комплексы, характерные для цианобактерий, которые содержат фикобилипротеины и прикрепляются к мембранам тилакоидов. Как и у *Paulinella*, многие важные гены из прокариотического эндосимбионта были перенесены в эукариотическое ядро, и эндосимбионт утратил самостоятельность.

Красные или зеленые водоросли в результате вторичного эндосимбиоза были включены в клетки других эукариотических организмов. При интеграции зеленых водорослей в клетку других эукариот возникли эвгленовые и хлорарахниофиты, красные водоросли как эндосимбионты дали начало остальным группам. В результате этого произошли хлоропласты, которые имеют четыре оболочки, первые две сохраняются от первичных хлоропластов, третья — цитоплазматическая мембрана клетки-эндосимбионта и наружная — мембрана пищеварительной вакуоли новой клетки-хозяина. У эвгленовых и части динофитовых наружная оболочка в дальнейшем редуцируется и остается три оболочки. У ряда водорослей редукция, наоборот, не заходит очень далеко. Так, у хлорарахниофитов и криптонад между второй и третьей мембраной хлоропласта сохраняется нуклеоморф — сильно редуцированный остаток ядра эндосимбионта, состоящий из трех хромосом (см. рис. 1).

Существует и третичный эндосимбиоз, который наблюдается у ряда динофитовых водорослей. Так, строение хлоропластов у некоторых представителей этой группы существенно отличается от такового у большинства родов. У рода *Lepidodinium* имеется двухмембранный хлоропласт с хлорофиллами *a* и *b*, у *Kryptoperidinium* — пятимембранный хлоропласт. Генетическими методами показано, что у первого рода хлоропласты происходят от эндосимбиотических зеленых водорослей, у второго — от диатомовых. Динофитовые также характеризуются присутствием клептохлоропластов, достаемых им от водорослей-жертв и способных на непродолжительное существование в их клетках [Hackett et al.].

Эволюция взглядов на систематику царства Plantae

Самыми крупными группами в пределах царства Plantae являются высшие растения, зеленые и красные водоросли. Высшие растения рассматриваются многими систематиками как отдельная группа фотосинтезирующих организмов, произошедшая от зеленых водорослей и отличающаяся от них прежде всего наличием тканей и органов, а также многоклеточными антеридиями и архегониями у всех представителей. Ее статус, по разным представлениям, различен. Часть исследователей выделяют наземные растения в отдел Tracheophyta, рассматривая входящие в него группы (плауновидные, хвощевидные, цветковые и др.) как классы; исследователи, занимающиеся систематикой высших растений, считают, что эти группы имеют ранг отделов.

Неопределенность таксономического ранга существует и по отношению к зеленым водорослям. Во многих системах, сформировавшихся до появления генетических исследований, группа зеленых водорослей имела ранг отдела, в котором выделялись три класса: Chlorophyceae, Conjugatophyceae и Charophyceae.

К Chlorophyceae относились водоросли различного морфологического строения, характеризующиеся изогамным, анизогамным или oogамным половым процессом. Зооспоры или гаметы этих водорослей обычно имеют жгутики (кроме случаев их вторичной утраты). Специальных половых органов не образуется. Класс Chlorophyceae включал следующие порядки, выделяемые обычно на основе особенностей морфологии [Горбунова]:

- пор. Volvocales — одноклеточные или колониальные жгутиконосцы;

- пор. Chlorococcales — одноклеточные или колониальные формы, лишенные жгутиков;

- пор. Ulotrichales — нитчатые водоросли с одноклеточными клетками;

- пор. Chaetophorales — гетеротрихальные водоросли;

- пор. Oedogoniales — нитчатые водоросли, характеризующиеся «колпачками» на клетках и большим количеством жгутиков на монадных клетках;

- пор. Bryopsidales — включает представителей сифональной жизненной формы без упорядоченного ветвления;

пор. Dasycladales — сифональные представители с мутовчатым ветвлением;

пор. Siphonocladales — нитчатые водоросли сифонокладальной жизненной формы.

В 1962 г. датским альгологом Т. Кристенсеном из Chlorophyceae выделен класс Prasinophyceae, отличающийся органическим покровом клетки из мелких чешуек и (2)—4—(8) жгутиками. Его самостоятельность позднее была подтверждена молекулярными методами.

Развитие молекулярно-генетических и ультраструктурных методов исследования привело к дальнейшему пересмотру числа и объемов классов зеленых водорослей. Класс Chlorophyceae повышен в ранге до отдела. В системе Ф. Лелиерта с соавторами [Leliaert et al., 2012], кроме прасинофитовых, в отделе Chlorophyta выделяются еще три класса: Ulvophyceae (с порядками Bryopsidales, Cladophorales, Dasycladales, Trentepohliales, Ulvales, Ulothrichales), Chlorophyceae (Chlamydomonadales, Chaetopeltidales, Chaetophorales, Oedogoniales, Sphaeropleales) и Trebouxiophyceae (Chlorellales, Oocystales, Prasiolales, Trebouxiales).

Конъюгаты (Conjugatophyceae) по «классической» системе зеленых водорослей — класс, включающий одноклеточные, колониальные или нитчатые водоросли, половой процесс у которых — конъюгация. К классу относились четыре порядка — Mesotaeniales, Gonatozygales, Desmidiaceae и Zygnematales.

Зигнемовые и десмидиевые являются наиболее крупными порядками среди конъюгат. Первая классификация зигнемовых водорослей была создана немецким ученым Генрихом де Бари в 1858 г. Согласно его взглядам, пять известных к тому времени родов зигнемовых водорослей находились в одном семействе — *Zygnemataceae* и двух подсемействах — *Zygnematae* и *Mesocarpae*. Разделение водорослей на эти таксоны основывалось на особенностях формирования зигоспор в процессе конъюгации.

В конце XIX в. была создана вторая система, которая основывалась на различиях в форме и расположении хлоропластов у разных представителей порядка. В ней зигнемовые водоросли разделялись на три семейства: *Zygnemataceae*, *Spirogyraceae*, *Mougeotiaceae*. Данная система получила наибольшую поддержку и развивалась вплоть до конца XX в., когда зигнемовые водоросли насчитывали уже около 700 видов в шестнадцати родах [Рундина].

Первая система десмидиевых была предложена в 1840 г. Менегини. Он объединил всех известных на это время представителей в 5 родов (*Desmidium*, *Closterium*, *Micrasterias*, *Cosmarium* и *Staurostrum*), основываясь на форме клеток. Позднее, в 1848 г., британский ученый Дж. Ральфс в своей работе «The Brithish Desmidiaceae» усовершенствовал систему Менегини, выделив 17 родов и объединив их в семейство *Desmidiaceae*. В 1898 г. Люткемюллер создал систему, взяв за основу строение клеточной стенки:

Сем. *Desmidiaceae*

Подсемейство: *Saccodermatae Desmidiaceae*

Триба: *Spirotaeniae*

Триба: *Gonatozygae*

Подсемейство: *Placodermatae Desmidiaceae*

Триба: *Peniae*

Триба: *Cosmariae*

Триба: *Closteriae*

К первому подсемейству он отнес виды с простой клеточной оболочкой, а ко второму — со сложной.

Следующий важный шаг сделал В. Вест в 1916 г. Он внес семейство десмидиевые в порядок *Conjugatae* вместе с семейством зигнемовые на основании сходства протекания полового процесса. Кроме того, В. Вест впервые выдвинул предположение о том, что одноклеточные десмидиевые произошли от нитчатых форм, а не наоборот.

Г. М. Паламарь-Мордвинцева приводит следующее положение десмидиевых в классе конъюгат:

Класс: *Zygnemataphyceae (Conjugatophyceae)*

Пор. *Zygnematales*

Пор. *Mesotaeniales*

Пор. *Gonatozygales*

Пор. *Desmidiales*

Сем. *Desmidiaceae*

Сем. *Peniaceae*

Сем. *Closteriaceae*

К концу XX в. попытки построить максимально близкую к естественной систему зеленых конъюгирующих водорослей на основании морфологических особенностей привели к тому, что их объединили в один класс. Впоследствии это было подтверждено

генетическими исследованиями. Развитие молекулярно-генетических методов анализа в конце прошлого века дало необходимый толчок к построению естественной филогенетической системы группы.

Согласно современным представлениям, конъюгаты (Zygnemathophyceae) и харовые водоросли (Charophyceae) совместно с классами Coleochaetophyceae, Klebsormidiophyceae, Chlorokybophyceae и Mesostigmatophyceae, а также высшими растениями относятся к отделу Streptophyta. Причем анализ 76 хлоропластных генов показал, что именно зигнемовые, а не харовые, как полагалось ранее, являются сестринской группой высших растений (рис. 3). Как уже указывалось выше, часть исследователей не поддерживают выделение отдела Streptophyta, они выделяют отдел Charophyta и высшие растения.

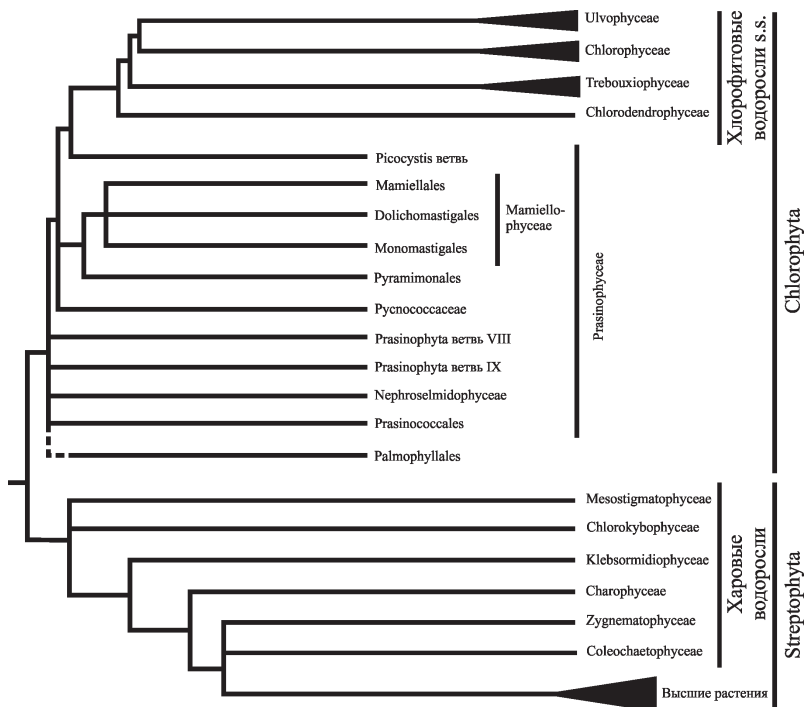


Рис. 3. Филогенетические связи основных групп подцарства Viridiplantae [по: Leliaert et al., 2011, p. 684, с изм.]

Согласно классическим представлениям, отдел Красные водоросли подразделялся на два класса — *Bangiophyceae* и *Florideophyceae*, отличающиеся строением таллома, формой хлоропласта, строением женских репродуктивных органов и особенностями жизненного цикла [Горбунова; Garbary, Gabrielson].

В системе, предложенной Г. Сандерсом и М. Хоммерсандом [Saunders, Hommersand], часть одноклеточных форм, обитающих в экстремальных условиях, выделена в особый отдел — *Cyanidiophyta*. В этой же работе на основании молекулярных данных бангиевые разделены на *Rhodellophyceae*, *Compsorogonophyceae* и собственно *Bangiophyceae*. У первых половое размножение неизвестно и таллом преимущественно одноклеточный, *Compsorogonophyceae* характеризуются чередованием гаметофита и спорофита, у *Bangiophyceae* усложняется строение таллома, появляются карпоспорофиты и поры между клетками.

Х. С. Юн с соавторами [Yoon et al.] не принимает выделение *Cyanidiophyta* как особого отдела, присваивая ему ранг класса, и делит *Rhodellophyceae* на три класса: *Rhodellophyceae* s. str. — одноклеточные водоросли с флоридозидом в качестве запасного вещества, *Porphyridophyceae* — одноклеточные водоросли с маннитом в качестве запасного вещества и *Stylonematophyceae* — одноклеточные до нитчатых, с размножением делением или моноспорами. Таким образом, в отделе Красные водоросли в настоящее время выделяют 7 классов: *Cyanidiophyceae*, *Rhodellophyceae*, *Porphyridophyceae*, *Stylonematophyceae*, *Compsorogonophyceae*, *Bangiophyceae* и *Florideophyceae*.

БИОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ

К водорослям относятся как одноклеточные формы (р. *Chlorella*, диатомовые водоросли), так и крупные многоклеточные организмы, достигающие в длину 60 м (бурые морские водоросли р. *Macrocystis*, *Sargassum*). Одноклеточные формы нередко образуют колонии, сформированные из огромного числа клеток. Тело многоклеточных водорослей называется слоевищем (талломом). Несмотря на развитие у многих из них стеблевидных и листовидных структур, они не дифференцированы на ткани и органы, лишены эпидермиса,

устыц, проводящих тканей, стеблей, листьев, корней и других особенностей строения, характерных для высших растений.

Форма таллома водорослей бывает различной, в частности, выделяют монадный, амебоидный, пальмеллоидный (капсальный), коккоидный, сарциноидный, нитчатый (трихальный), разнонитчатый (гетеротрихальный), пластинчатый, сифональный, сифонокладный, харофитный (членисто-мутовчатый) и псевдопаренхимный (ложнотканевый) типы строения (рис. 4).

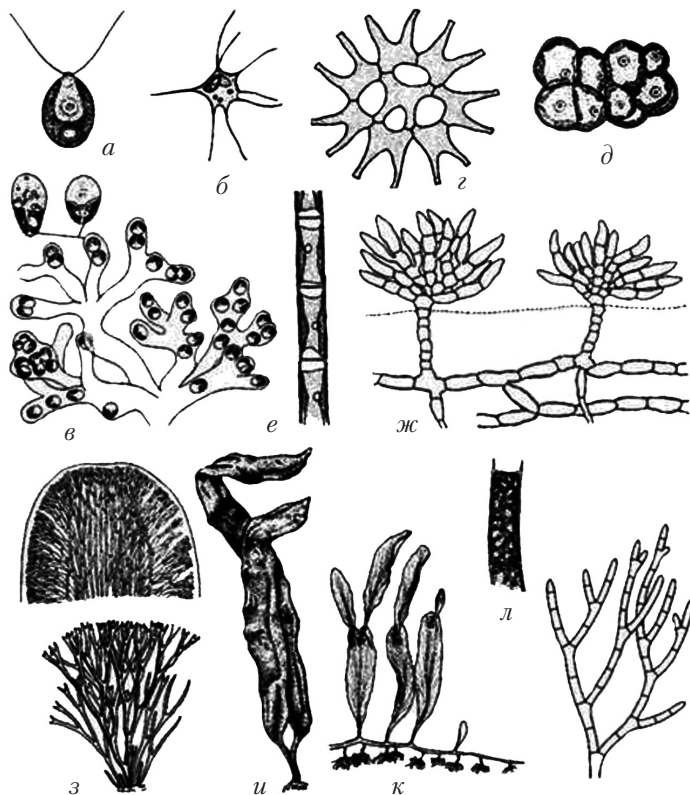


Рис. 4. Морфологическая организация талломов водорослей:

a — монадный (*Chlamydomonas*); *б* — амебоидный (*Chrysamoeba*); *в* — пальмеллоидный (*Hydrurus*); *г* — коккоидный (*Pediastrum*); *д* — сарциноидный (*Chlorosarcina*); *е* — нитчатый (*Ulothrix*); *ж* — разнонитчатый (*Fritschella*); *з, и* — тканевой (*Porphyra*, *Laminaria*); *к* — сифональный (*Caulerpa*); *л* — сифонокладальный (*Cladophora*)

[по: Арбузова, Левенец]

Строение клеток водорослей. Клетки одноклеточных и многоклеточных водорослей имеют ряд морфолого-анатомических особенностей, определяющих их функциональное предназначение.

Наружные покровы. Наружные покровы клеток водорослей характеризуются значительным разнообразием. Существуют группы водорослей, протопласт которых окружен только плазмалеммой. Такие покровы характерны для одноклеточных водорослей, имеющих амебоидную жизненную форму, а также гамет и зооспор многоклеточных водорослей.

У большинства водорослей клетки покрыты клеточной оболочкой (стенкой). Химический состав и строение клеточных оболочек зависят от систематической принадлежности водоросли. Клетки цианобактерий покрыты четырехслойной клеточной стенкой, основным компонентом которой является пептидогликан — муреин, не встречающийся у эукариотических организмов. Клеточная стенка зеленых водорослей образована целлюлозой, в которой может откладываться известь (рис. 5). Целлюлозная оболочка характерна также для динофитовых водорослей, но, в отличие от зеленых, их оболочка образована системой пластинок, располагающихся

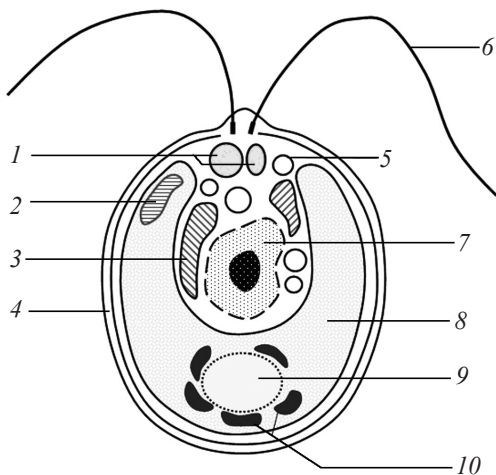


Рис. 5. Строение *Chlamydomonas* sp.:

1 — сократительная вакуоль; 2 — глазок; 3 — митохондрия; 4 — клеточная стенка; 5 — вакуоль; 6 — жгутики; 7 — ядро; 8 — хлоропласт; 9 — пиреноид; 10 — крахмальные зёрна

внутри клеток в пузырьках — везикулах. У золотистых, желто-зеленых и диатомовых водорослей оболочка клетки окремневает. Клетки эвгленовых и криптонад окружены белковой пелликулой.

У прокариотических клеток отсутствуют ограниченные мембраной органеллы (ядро, пластыди, митохондрии, диктиосомы, тельца Гольджи, жгутики), что характерно для *цианобактерий*. Мезокариотическая клетка (*панцирные жгутиконосцы* из группы *динофлагеллят*) несет четко ограниченное ядро, но в его строении сохраняются примитивные черты. Эукариотические водоросли обычно содержат одно четко дифференцированное ядро, хотя существуют виды, у которых количество ядер увеличивается. Так, для *кладофоры* характерны клетки с несколькими десятками ядер, еще больше ядер у *водяной сеточки* (сотни ядер). Ядро содержит генетический материал клетки, ядрышко, кариоплазму и окружено двойной мембраной с порами в ней.

Митохондрии водорослей имеют овальную форму и отделены от цитоплазмы двухслойной оболочкой. Внутренняя оболочка формирует большое количество выростов в виде крист.

Хлоропласты водорослей крайне разнообразны по форме, могут быть кольцевидными (*Ulotrix*), чашевидными (*Chlamydomonas*), цилиндрическими, спиральными (*Spirogyra*), пластинчатыми (некоторые *диатомовые*), дисковидными или округлыми (некоторые *зеленые водоросли*). Располагаются обычно вдоль стенок, но также могут заполнять цитоплазму (*зеленые, бурые, красные водоросли*) или локализоваться в центре клетки (*Zygneta, десмидиевые*).

Хлоропласты водорослей также отличаются по числу оболочек, характеристике и расположению тилакоидов, составу хлорофиллов и пигментов (табл. 1). Хлоропласт может иметь две (*красные, зеленые, харовые водоросли*), три (*эвгленовые и динофлагеллаты*) или четыре (*охрофиты, криптофиты и хлорарахнофиты*) внешние мембраны. Внутренняя мембрана хлоропластов имеет многочисленные выпячивания, называемые тилакоидами, собранные в граны, в которых осуществляется фотосинтез. Количество тилакоидов в гранах варьирует и зависит от систематической принадлежности водоросли (табл. 1). Большинство хлоропластов зеленых водорослей несут пиреноиды — тельца, содержащие большое количество рубискокарбоксилазы (обычно говорят или рубиско- или рибулозобифосфаткарбоксилаза), ответственные

за концентрацию углерода [Villareal, Renner], вокруг которых откладывается крахмал.

Таблица 1

Характеристики хлоропластов водорослей

Оболочки	Тилакоиды	Пигменты	Группа
2	По 1	Хлорофилл <i>a</i> , фикоцианины, фикоэритрины	Glaucophyta, Rhodophyta
2	В гранах	Хлорофилл <i>a</i> , <i>b</i> , каротины	Chlorophyta, Charophyta
3	По 3, реже в гранах	Хлорофилл <i>a</i> , <i>b</i> , каротины	Euglenophyta
3	По 3	Хлорофилл <i>a</i> , <i>c</i> , каротины, перидинин	Dinophyceae (боль- шинство представи- телей)
4, содержат нуклеоморф	По 3	Хлорофилл <i>a</i> , <i>c</i> , каротины	Clorarachniophyta
4, содержат нуклеоморф	По 2	Хлорофилл <i>a</i> , <i>c</i> , каротины, фикоэритрины	Cryptophyta
4	По 3	Хлорофилл <i>a</i> , <i>c</i> , каротины	Ochrophyta

Хлоропласты содержат сильно редуцированную кольцевую ДНК, происходящую из нуклеоида эндосимбиотической цианобактерии, у *хлорарахниофитов* и *криптомонад* в хлоропласте имеется также нуклеоморф.

Жгутики водорослей имеют единый план строения. Снаружи они покрыты жгутиковой мембраной, внутри находится пучок белковых микротрубочек в виде кольца (9 пар), в центре которого расположены две одинарные микротрубочки. В основании жгутика находится короткоцилиндрическое базальное тело, погруженное в поверхностные слои цитоплазмы. Число жгутиков варьирует у разных представителей, может быть представлено 1, 2 или многими жгутиками. Место прикрепления терминальное (к концу клетки) или латеральное (сбоку клетки). С помощью жгутика клетка передвигается в среде. У Ochrophyta один жгутик простой, второй — с мастигонемами. У Rhodophyta жгутики отсутствуют.

ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ

Водоросли приурочены в основном к водной среде обитания, но широко встречаются и в наземных экосистемах. Наиболее распространенными являются планктонные, бентосные и почвенные водоросли. Отдельные представители обитают в горячих источниках, на скалах, льду, снегу, растениях и животных, в соленых водоемах и на известковом субстрате [Водоросли...].

Водоросли, обитающие в воде, разделяют на две крупные группы — планктонные и бентосные. Фитопланктон представлен микроскопическими одноклеточными и колониальными водорослями, населяющими толщу воды. Они занимают наиболее освещенный поверхностный слой воды, где существуют за счет фотосинтеза. Эти виды не способны к активному перемещению, многие из них вообще не имеют органов движения и перемещаются вместе с движущейся водой. Плотность их клеток выше плотности воды, и для преодоления постепенного опускания водоросли формируют различные приспособления, способствующие их всплыванию.

Морской и пресноводный фитопланктон является важным компонентом планктона и образован автотрофными прокариотическими и эукариотическими видами диатомовых водорослей, цианобактерий и динофлагеллят. Морской фитопланктон в основном представлен диатомовыми, перидиниевыми водорослями и кокколитофоридами, в пресноводном выше доля зеленых (*Chlamydomonas*, *Gonium*, *Volvox*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Oocystis*, *Sphaerocystis*) и сине-зеленых (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Gloeotrichia*, *Microcystis*, *Oscillatoria*) водорослей, также встречаются диатомовые (*Melosira*, *Asterionella*, *Cyclotella*, *Fragilaria*, *Navicula*, *Tabellaria*), динофитовые и эвгленовые (*Euglena*, *Trachelomonas*) водоросли [Лемеза].

Большинство представителей фитопланктона не видны невооруженным глазом, но если их численность сильно возрастает, можно наблюдать окрашивание воды, обусловленное присутствием в клетках различных пигментов (хлорофиллов, ксантофиллов, фикобилинпротеидов). Также присутствие фитопланктона мы отмечаем при появлении так называемого «цветения воды» (ил. 1 на цветной вклейке). Быстрое размножение фитопланктона

водоемов может происходить как в пресной, так и в морской воде, но чаще всего наблюдается в пресных стоячих водоемах — озерах, прудах и лужах. В цветении обычно участвует один или несколько видов водорослей, высокая концентрация пигментированных клеток которых обуславливает окраску воды. Причиной цветения воды может выступать избыточное содержание питательных веществ, особенно фосфора. Такой взрывоподобный всплеск численности водорослей приводит к развитию бактерий-детритофагов, жизнедеятельность которых вызывает резкое снижение содержания кислорода и повышение уровня токсинов в воде. В результате нередко наблюдается массовая гибель водных и околотовных организмов (рыб, птиц, водных насекомых и др.). По окраске воды можно предположить, какие водоросли являются причиной цветения воды: так, ярко-зеленое окрашивание воды свидетельствует о массовом размножении сине-зеленых водорослей (ил. 1).

Бентос образован всеми водорослями, прикрепленными и неприкрепленными, обитающими на дне водоема и других пригодных поверхностях, а также неприкрепленными скоплениями у поверхности дна, состоящими из переплетенных талломов водорослей. В зависимости от особенностей субстрата, на котором обитают водоросли, выделяют группы эпилитов (на поверхности камней), эпипелитов (неприкрепленные или стелющиеся по дну), перифитона (на растениях).

Бентосные водоросли представлены одно- и многоклеточными прикрепленными и неприкрепленными организмами. Они формируют буроватый слизистый слой на поверхности грунта, камней, растений и переплетенные тинообразные скопления талломов вблизи дна. В основном они распространены на мелководьях, где достаточно света. Обычно на дне пресных стоячих водоемов встречаются представители зеленых (*Cladophora*, *Oedogonium*, *Ulothrix*, *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Chaetophora*, *Draparnaldia*), харовых (*Chara*, *Nitella*), десмидиевых (*Cosmarium*, *Closterium* и др.), диатомовых (*Navicula*, *Pinnularia*), сине-зеленых (*Oscillatoria*, *Nostoc*) и желто-зеленых водорослей, реже встречаются красные водоросли (*Batrachospermum*) и практически не встречаются бурые водоросли [Лемеза]. В проточных водах можно обнаружить пресноводные красные (*Lemanea*, *Chantransia*, *Hildenbrandia*, *Thorea*) и золотистые (*Hydrurus*) водоросли [Садчиков].

Пресноводные водоросли являются одними из наиболее распространенных и вездесущих организмов на Земле. Они могут существовать в различных экологических условиях — от озер и рек до кислых торфяных болот, заселяют внутренние засоленные озера, обитают на поверхности влажных почв, снега и льда. Водоросли пресноводных водоемов выполняют многочисленные функции в экосистемах, играют ключевую роль в пищевых цепях, участвуя в круговороте питательных элементов и в газовом обмене.

Изменения параметров воды во многом определяют особенности распространения различных видов водорослей. В качестве ключевых факторов выступают: 1) температура воды; 2) содержание солей в воде; 3) содержание биогенных элементов (N и P), т. е. степень эвтрофикации водоема; 4) содержание кислорода в воде; 5) скорость течения воды и др.

Значительный вклад в разнообразие водорослей вносит постоянно меняющийся по сезонам состав водорослевых сообществ. В зависимости от микроклиматических и физико-химических характеристик воды доля водорослей разных систематических групп может изменяться. Ключевыми факторами, определяющими изменение состава водорослевого ценоза, выступают температура и освещенность/прозрачность воды. Температурные предпочтения разных групп видов значительно варьируют.

В зимний период при ограничении света и низких температурах процессы фотосинтеза затруднены. Водоросли концентрируются в поверхностном слое воды, в составе преобладают одноклеточные жгутиковые виды рода *Cryptomonas*. В весенний период при повышении освещенности водоема и температуры воды до 12 °C увеличивается доля холодноводных диатомовых водорослей, при повышении температуры до 15 °C увеличивается количество умеренно теплолюбивых диатомовых водорослей. В дальнейшем приходит время для развития зеленых, динофитных и сине-зеленых водорослей. Осенью понижающиеся температуры стимулируют развитие диатомовых, золотистых и холодолюбивых сине-зеленых водорослей [Садчиков].

Морской фитопланктон выступает первичным продуцентом в океанах и морях, основой водных пищевых цепей и характеризуется колоссальным видовым разнообразием. По разным оценкам, количество морских видов достигает 5 тыс. [Hallegraeff et al.].

Ю. Одум [Odum] считал, что ежегодная первичная валовая продуктивность водорослей составляет около $4 \cdot 10^{17}$ ккал/год для океанов (исключая эстуарии и коралловые рифы), что сравнимо с продуктивностью всех типов лесов ($3,8 \cdot 10^{17}$ ккал/год).

Несмотря на колоссальную продуктивность водорослей, их постоянное потребление гетеротрофными микро- и макроорганизмами удерживает их биомассу на низком уровне. Эта особенность отражается в классической перевернутой пирамиде биомассы морских экосистем (рис. 6).

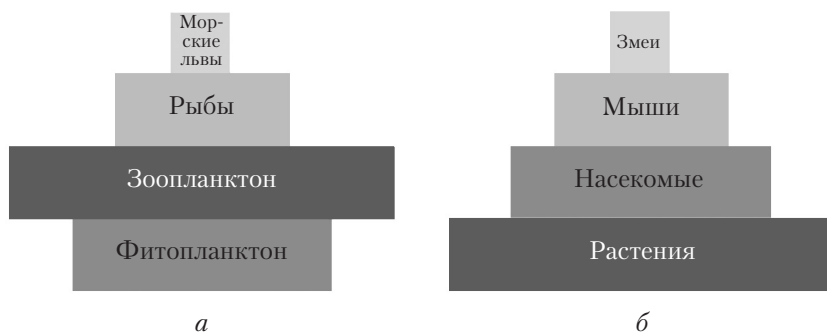


Рис. 6. Пирамида биомассы в морской и наземной экосистемах:
а — водная экосистема; б — наземная экосистема [по: Odum]

Водоросли вносят значительный вклад в глобальные процессы производства кислорода и фиксации углерода, на их долю приходится 40 % мировой фиксации углерода [Bolin et al.].

Очень важна роль сине-зеленых водорослей порядка *Nostocales* (*Nostoc*, *Anabaena* и др.) в процессе фиксации атмосферного азота. Эти организмы встречаются как фотобионты лишайников, симбионты на вайях папоротника *Azolla* [Одум], а также в свободноживущем состоянии. Цианобактерии в лишенизированном состоянии способны фиксировать от 0,2 до 13 кг азота на гектар [Kurina, Vitousek; Belnap].

Некоторые водоросли, являясь эдификаторами в морских и пресноводных экосистемах, создают среду обитания для других организмов. Прекрасным примером являются коралловые рифы, огромное значение в образовании которых играют красные водоросли рода *Porolithon*. Разнообразие и производительность

коралловых рифов обусловлены также наличием других ключевых видов, в частности симбиотических зооксантелл. Осуществляя фотосинтез, водоросли обеспечивают кораллы пищей. Другой пример — бурые водоросли *Macrocystis*, образующие заросли вдоль скалистых берегов. Так, *Macrocystis pyrifera* создают уникальные экосистемы вдоль побережья Калифорнии и Мексики, а заросли *ламинарий* образуют подводные «водорослевые леса», служащие местообитанием большого числа видов растительного и животного мира, которые не встречаются в окружающих водах.

Немного известно о наземных водорослях, их первичной продуктивности, сезонных и сукцессионных сменах в наземных водорослевых сообществах. Так, группа водорослей, населяющих поверхность почвы, обитает в экстремальных, по сравнению с другими группами водорослей, условиях и способна переносить длительные периоды недостатка влаги, значительные колебания температуры и яркий свет. В аналогичных условиях существуют водоросли, обитающие на коре древесных растений. Напочвенные водоросли образуют кожистые, войлокообразные пленки, слизистые слоевища (сине-зеленые водоросли) или зеленый налет на поверхности почвы. Нередко можно встретить рассыпанные по поверхности почвы колонии водорослей в виде зеленых слизистых шариков, напоминающих лягушачью икру. Несмотря на достаточно однообразную морфологию, проявляющуюся в формировании «зеленых шаров», было установлено, что разнообразие образующих их видов может быть колоссально. Многие группы водорослей в процессе развития эволюционно сходились на простой морфологии колоний. Так, среди наших представителей колонии подобного вида формирует *Nostoc pruniforme*.

Большое количество водорослей населяет толщу почвы. Почвенные водоросли являются важными компонентами всех стадий формирования почвенного покрова, на первых этапах принимают активное участие в процессах выветривания горных пород и накопления первичного гумуса. Водоросли развиваются как на поверхности почвы и в ее верхних слоях (в основном автотрофные), так и в толще почвенного покрова на глубине до 2 м и более (гетеротрофные водоросли). С глубиной количество водорослей закономерно уменьшается. Почвенные водоросли могут влиять на физико-химические свойства почв (меняя pH среды, удерживая

минеральные соли, обогащают почву кислородом, улучшая структуру почвы, препятствуя ее эрозии), в частности, участвуя в процессе азотфиксации. Основными группами, населяющими почву, являются сине-зеленые, зеленые, желто-зеленые и диатомовые водоросли. Для их исследования используют метод культивирования, позволяющий в условиях лаборатории на питательной стерильной среде вырастить культуру почвенных водорослей.

Водоросли, заселяющие каменистые субстраты, кору и ветки деревьев, находятся в условиях постоянно меняющегося режима увлажнения и значительных перепадов температуры. Так, на коре деревьев обычны зеленые водоросли (*Pleurococcus*, *Trentepolia*, *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Desmococcus*), реже встречаются сине-зеленые водоросли (*Synechococcus*, *Aphanothece*, *Plectonema*, *Nostoc*). На поверхности скал встречаются виды родов *Plectonema*, *Nostoc* и *Scytonema*. Также они способны поселяться в/на шерсти животных, например, полярных медведей и ленивцев [Водоросли...].

Водоросли часто выступают компонентом симбиотических отношений, обитая в/на мхах, папоротниках, цветковых растениях и других водорослях. Один из наиболее известных примеров симбиотических взаимоотношений водорослей являются лишайники. Формирование лишайникового симбиоза происходит, когда грибы захватывают водоросли, растущие на почве, камнях и деревьях. Лишайники вносят значительный вклад в видовое и экологическое разнообразие водорослей. Являясь фотобионтом лишайников, многие водоросли и цианобактерии существенно расширяют ареал; существуют водоросли, встречающиеся только в составе лишайникового симбиоза (р. *Trebouxia*).

МЕТОДИКА СБОРА И ХРАНЕНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Исходя из задач, поставленных перед исследователем, определяются места отбора проб, их количество, выбор оборудования, необходимость проведения сбора в конкретное время года и количество выездов.

В качестве оборудования для сбора проб водорослей необходимо подготовить емкости с широким горлом и плотно закрывающимися

крышками, нож, лопатку-скребок, полиэтиленовые пакеты, формалин, маркер, этикетки, полевой дневник, карандаш.

Учитывая постоянную динамику состава водорослей в зависимости от динамики параметров среды, постоянного изменения численности различных групп, сбор водорослей проводится в течение всего вегетационного сезона, начиная с ранней весны и заканчивая поздней осенью.

Сбор водорослей в водоемах производится с берега или с помощью лодки. Для сбора используют различные приспособления, позволяющие зачерпнуть пробы на разной глубине. В периоды массового развития водорослей самым простым приспособлением, применяемым для сбора проб, является *планктонная сеть* (рис. 7) [Топачевский, Масюк]. Для изготовления планктонных сетей используются полиамидные сита, имеющие большую прочность и определенный размер отверстий. Размер ячеек полиамидных сит варьирует от 0,064 до 1,364 мм. При работе с сетью ее протягивают через толщу воды, в результате чего на ткани остаются относительно крупные водоросли (мелкие формы просачиваются через ткань). Сеть имеет форму сачка, на металлическом кольце размещается капроновый мешок, на дне которого располагается металлический или пластиковый стаканчик, в котором оседают водоросли. Сеть применяется при поверхностном сборе водорослей. Ее используют как непосредственно для забора проб, протягивая через толщу воды, так и для фильтрации воды и сгущения проб водорослей. Далее сконцентрированные пробы водорослей из стаканчика переносят в чистый сосуд или герметично закрывающийся полиэтиленовый пакет, который маркируется, а информация о пробе заносится в полевой дневник. Собранные пробы можно изучать в живом состоянии или зафиксировать для дальнейших исследований.

Вертикальный сбор проб фитопланктона производится с использованием различных емкостей и сетей, погружаемых на определенную глубину [Киселев]. Для сбора водорослей из определенных горизонтов толщи воды используют бутылки с крышкой или батометры.

Батометры или *бутылки Майера* — это приборы различной конструкции, используемые для взятия проб воды на разной глубине. Эти приборы оборудованы специальными клапанами и кранами для закрывания и открывания под водой (рис. 8).

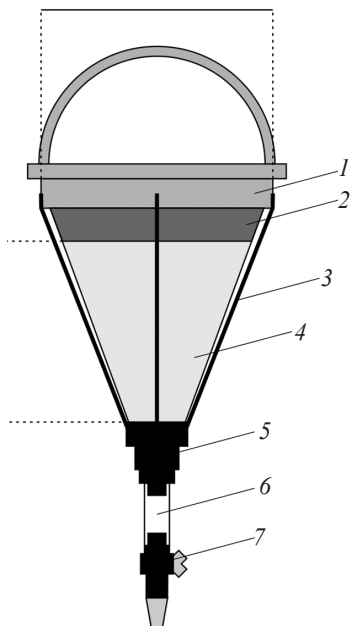


Рис. 7. Планктонная сеть Апштейна:

1 — обод; 2 — полоса плотной материи для прикрепления фильтрационного конуса к ободу; 3 — стропа, соединяющая обод и стаканчик; 4 — фильтрационный конус; 5 — стаканчик; 6 — силиконовая трубка; 7 — шаровой кран

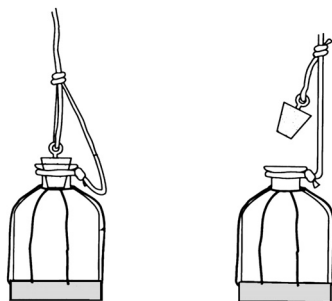


Рис. 8. Батометры и бутылки разных конструкций для сбора проб водорослей на разной глубине водоемов [по: Ask..]

Сбор фитобентоса на мелководье производится с использованием обыкновенных сосудов или сифонов, засасывающих поверхностный слой донного ила. На глубине часто используют грабельки, «кошки», илососы, дночерпатели или драги (рис. 9).

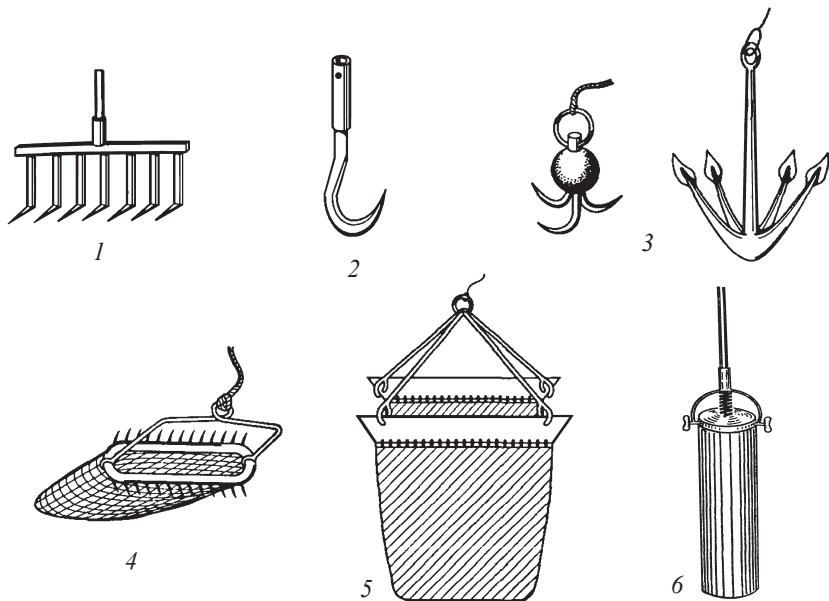


Рис. 9. Приспособления для сбора бентосных водорослей:

1 — грабельки; 2 — серпообразный нож; 3 — якорьки-«кошки»; 4 — драга Раменского (ширина 35 см); 5 — гидробиологическая драга; 6 — трубчатый дночерпатель [по: Садчиков и др., с. 39, с изм.]

Сбор прикрепленных водорослей проводится при помощи ножа или лопатки-скребка, соскабливающего слой водорослей с поверхности камней, растений, раковин моллюсков и различных подводных конструкций. Собранный материал переносят в сосуды или пакеты и маркируют. Для лучшей сохранности объектов рекомендуется собирать небольшие кусочки субстрата с прикрепленными к ним особями. Собранные образцы помещают в пакеты или стеклянные емкости и фиксируют 4 %-ным раствором формальдегида.

Сбор крупных водорослей проводят в емкости, наполненные водой. Каждая емкость маркируется пронумерованными

этикетками, подробная информация о которых заносится в полевой дневник.

Для количественной оценки содержания водорослей в пробе собранные пробы фильтруют через планктонную сеть. Объем воды, проходящий через фильтр, можно приблизительно рассчитать по формуле $v = \pi r^2 d$, где v — объем воды, фильтруемой через сеть; r — радиус сети; d — расстояние, на которое была протянута сеть.

Пробы водорослей, собранные различными способами, необходимо в дальнейшем сконцентрировать. Существует три основных метода извлечения водорослей: 1) центрифугирование; 2) фильтрация через бумажные (№ 42), мембранные или бактериальные фильтры; 3) отстаивание.

Центрифугирование проводят с использованием электрической центрифуги, в которую помещают образцы (5–20 мл) на 10–20 мин, при скорости 1500–2000 об/мин. В пробы добавляется несколько капель 1 % алюмокалиевых квасцов, формалин или раствор Люголя. Метод применяется для концентрирования как живого, так и фиксированного материала.

Сгущение проб для концентрирования живого и фиксированного материала также проводится методами прямой и обратной фильтрации. Прямая фильтрация используется для проб с низким содержанием фитопланктона и незначительным количеством примесей органического и неорганического происхождения. При этом используется вакуумный источник, создающий разрежение 0,2–0,3 атм. Пробы пропускаются через фильтры с разным диаметром пор. Выбор фильтров зависит от задач и объектов исследования. Обычно используются «предварительные» (диаметр отверстия 2–5 мкм) и мелкопористые мембранные фильтры (диаметр — от 1 до 0,3 мкм). Для мелких водорослей могут применяться бактериальные фильтры.

Метод обратной фильтрации, при котором пробы прогоняются через фильтр снизу вверх, является наиболее щадящим, хорошо сохраняющим клетки и пригодным для всех групп фитопланктона.

Собранные пробы можно поместить в стеклянные трубчатые сосуды и оставить отстаиваться на 15–20 дней в темном месте. В дальнейшем воду из верхней части сосуда аккуратно отсасывают с помощью трубки с фильтром на конце, а полученную

концентрированную пробу исследуют. Также сгущение можно провести с использованием бактериальных фильтров [Лемеза].

Важным этапом работы является фиксирование собранного материала. Можно сохранить собранные водоросли в живом состоянии несколько часов, если поместить их в холодильник, после чего пробы необходимо незамедлительно исследовать. Исследования живых образцов позволит избежать ошибок, связанных с изменением формы тела водорослей, окраски хлоропластов, потерей жгутиков, вплоть до полного разрушения клеток.

Для длительного сохранения проб водорослей используют различные фиксаторы (табл. 2). Однако на сегодняшний день не существует универсального фиксатора, позволяющего сохранять пробы различных групп водорослей. Одними из самых распространенных консервирующих растворов являются 4 %-ный раствор формальдегида и раствор Люголя (хотя содержащийся в аптечном Люголе глицерин способствует образованию в пробах шариков) [Лемеза].

Водоросли, собранные вместе с субстратом, и фильтры с водорослями помещают в 4 %-ный раствор формальдегида. Раствор кислого формалина подходит для сохранения панцирных форм водорослей (*динофлагелляты* и *диатомовые водоросли*). Хорошо зарекомендовал себя также раствор формальдегида и хромовых квасцов (5 мл 4 %-ного формальдегида и 10 г $K_2SO_4 \cdot Cr_2(SO_4)_3 \cdot 24 H_2O$ в 500 мл воды). Зафиксированные пробы могут длительное время храниться в темном прохладном месте. Раствор кислого формалина может быть нейтрализован добавлением карбоната кальция.

Раствор Люголя, состоящий из 10 г йода и 20 г йодида калия, растворенных в 200 мл дистиллированной воды с добавлением 20 г ледяной уксусной кислоты, подходит для фиксации одноклеточных жгутиковых и реснитчатых форм планктона, так как хорошо сохраняет жгутики и реснички. Раствор можно хранить в темной склянке до нескольких месяцев. При проведении анализов его добавляют в соотношении 1 : 5.

Альгологи часто применяют раствор, разработанный в Институте озераведения РАН: 3 части кристаллического йода (I), 10 частей йодида калия (KI), 5 частей CH_3COONa , кристаллик тимолa на 100 частей воды. Раствор добавляют в сгущенную пробу до получения чайного цвета.

Фиксаторы и красители, используемые при исследованиях водорослей

Клетки водорослей и органиды	Реактив	Особенности приготовления и использования фиксаторов и красителей
Водные пробы фитопланктона	Раствор формальдегида	4 %-ный раствор формальдегида (формалина), фиксатор
	Раствор формальдегида и хромовых квасцов	5 мл 4 %-ного формальдегида и 10 г $K_2SO_4 \cdot Cr_2(SO_4)_3 \cdot 24 H_2O$ в 500 мл воды; фиксатор
	Раствор Люголя	1 г кристаллического йода (I) и 1 г йодида калия (KI) в 100 мл воды; окрашивает крахмал в синий цвет, используется как фиксатор
	Люголь-тимоловый фиксатор	3 части кристаллического йода (I), 10 частей йодида калия (KI), 5 частей CH_3COONa , кристаллик тимолола на 100 частей воды. Раствор добавляют в стуженную пробу до получения чайного цвета; фиксатор
Одноклеточные жгутиковые и реснитчатые формы фитопланктона	Раствор Люголя	10 г йода (I) и 20 г йодида калия (KI), растворенные в 200 мл дистиллированной воды с добавлением 20 г ледяной уксусной кислоты, добавляют в соотношении 1 : 5; фиксатор, краситель
Панцирные формы водорослей	Раствор кислого формалина	Используется как фиксатор
Водоросли без клеточной оболочки	Раствор метанола	Используется как фиксатор
Цитология и ультраструктура клеток водорослей	Оксид осмия	2 %-ный раствор, не подлежит длительному хранению; используется как фиксатор
Клетки водорослей	Оксид осмия	2 %-ный раствор, не подлежит длительному хранению; краситель
Вакуоли с клеточным соком	Нейтральный красный	Слабый раствор; краситель

Продолжение табл. 2

Клетки водорослей и органоиды	Реактив	Особенности приготовления и использования фиксаторов и красителей
Митохондрии Аппарат Гольджи (АГ)	Зелень Януса	0,1 %-ный раствор в присутствии кислорода; краситель
	Оксид осмия	2 %-ный раствор, не подлежит длительному хранению; темное окрашивание
	Трипановый голубой	0,5 %-ный водный раствор, окрашивает содержимое клетки в голубой цвет; АГ не меняет цвет
Ядра	Спиртowo-уксусный фиксатор Кларка	96 %-ный этиловый спирт и ледяную уксусную кислоту смешивают в пропорции 6 : 1. Водоросли выдерживают в растворе 3 ч, промывают 96 %-ным спиртом (2 мин), далее — водой (10 мин)
	Жидкость Карнуа	96 %-ный этиловый спирт, хлороформ и ледяную уксусную кислоту смешивают в пропорции 6 : 3 : 1. Водоросли выдерживают в растворе 3 ч, промывают 96 %-ным спиртом (2 мин), далее — водой (10 мин)
Жгутики	Окрашивание по Лефлеру	<ol style="list-style-type: none"> 1. Фиксация оксидом осмия; 2. Промывание абсолютным спиртом, высушивание; 3. Окрашивание несколькими каплями красителя (100 мл 20 %-ного водного раствора танина, 50 мл насыщенного водного раствора FeSO_4, 10 мл насыщенного спиртового раствора фуксина); 4. Нагревание на пламени горелки; 5. Промывание дистиллированной водой (10 мин); 6. Окрашивание карбофуксином (100 мл 5 %-ного водного раствора свежеперегнанного фенола и 10 мл насыщенного спиртового раствора фуксина; отстоять, профильтровать, хранить длительное время); 7. Промывание дистиллированной водой; 8. Сушка; 9. Обработка канадским бальзамом

Клетки водорослей и органы	Реактив	Особенности приготовления и использования фиксаторов и красителей
Белковое тело пиреноида	Окрашивание по Альтману	1. Фиксация 2. Окрашивание красителем (насыщенный раствор пикриновой кислоты в абсолютном этиловом спирте и насыщенный водный раствор фуксина в соотношении 1 : 7), 2 ч
	Окрашивание уксусным азокармином G	4 мл ледяной уксусной кислоты, 55 мл воды и 5 г азокармина G, прокипятить 1 ч, охладить, отфильтровать, хранить в темной стеклянной посуде; белковое тело окрашивается в красный цвет
	Раствор гидроксид-калия	4 %-ный КОН
Зерна крахмала, крахмал вокруг пиреноида	Хлорал йода	Кристаллы йода в растворе хлоралгидрата дают синее окрашивание
Масло и жиры	Раствор судана	0,1 г судана в 20 мл абсолютного этилового спирта; красный цвет
Хлоропласт, стигма	—	Исследуют только на живом материале

Для изучения видового состава проб водорослей используют *бинокулярную лупу* и/или *микроскоп*. При использовании микроскопа на предметное стекло наносят каплю исследуемой жидкости и накрывают покровным стеклом. Излишки влаги удаляют фильтровальной бумагой. При необходимости можно добавить пипеткой воды. Чтобы исключить испарение влаги, по краю покровного стекла наносят слой парафина. Для продолжительных наблюдений удобен метод висячей капли с использованием предметного стекла с углублением.

Подвижные формы необходимо обездвигнуть путем нагревания или зафиксировать парами оксида осмия, кристаллического йода или 4 %-ным раствором формальдегида [Федоров, 1979]. При исследовании внутриклеточных структур используют различные красители, самый доступный и эффективный — это раствор Люголя, окрашивающий крахмал в синий цвет, кроме того, являющийся еще и фиксатором.

Почвенные водоросли, покрывающие поверхность почвы, собирают с верхним слоем почвы, аккуратно срезая ее ножом; водоросли из нижележащих слоев почвы собираются в каждом горизонте почвенного профиля, небольшое количество почвы вынимается из профиля стерильными инструментами. В дальнейшем либо проводится непосредственный анализ материала под микроскопом, либо используется метод культивирования водорослей. Подробнее об этом методе можно узнать из издания «Полевая геоботаника» [Голлербах, Зауер].

ГРУППЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ

ТИП CYANOBACTERIA — ЦИАНОБАКТЕРИИ (СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ)

Цианобактерии (оксифотобактерии, цианеи) (лат. *Cyano-bacteria* от греч. κυανός — сине-зеленый) — тип крупных граммотрицательных бактерий, способных к фотосинтезу, сопровождающемуся выделением кислорода.

Цианобактерии наиболее близки к древнейшим микроорганизмам, остатки которых (строматолиты) обнаружены на Земле. Это единственные бактерии, способные к оксигенному фотосинтезу, т. е. фотосинтезу, где донором электронов является вода, а кислород выделяется как побочный продукт. Цианобактерии относятся к числу наиболее сложно организованных и морфологически дифференцированных прокариотических микроорганизмов.

В морфологическом отношении цианопрокариоты — разнообразная и полиморфная группа. Общие черты их морфологии заключаются только в отсутствии жгутиков и наличии слизистой оболочки (гликокаликс, состоящий из пептидогликана). Ширина или диаметр клеток варьирует от 0,5 до 100 мкм.

Цианобактерии представляют собой группу фотосинтезирующих, фиксирующих азот бактерий, которые живут в самых разнообразных местообитаниях, таких как влажные почвы и разные типы водоемов. Они могут быть свободноживущими или вступать в симбиотические отношения с растениями или грибами, например, в лишайниках рода *Peltigera* и *Collema*. Цианобактерии варьируют от одноклеточных до нитчатых и включают в себя колониальные виды. Колонии могут образовывать нити, пленки или даже полые шары.

У цианобактерий, живущих среди планктона, есть газовые пузырьки, содержащие газ и придающие клеткам лучшую плавучесть. Некоторые цианобактерии способны к клеточной дифференцировке. Одним из типов специализированных клеток являются *акинеты* (или споры) — это крупные покоящиеся клетки с утолщенной

оболочкой. Они служат для выживания организма в неблагоприятных условиях. При наступлении оптимальных условий акинеты прорастают. Другим типом дифференцированных клеток являются толстостенные *гетероцисты* — специализированные клетки, в которых осуществляется процесс фиксации атмосферного азота. Их могут образовывать некоторые нитчатые цианобактерии (*Anabaena*, *Nostoc*). Гетероцисты содержат нитрогеназу — фермент, необходимый для фиксации азота.

Многие нитчатые цианобактерии размножаются с помощью *гормогониев*. Гормогонии представляют собой фрагменты, на которые распадается трихом. Обособляются они благодаря отмиранию некоторых некридиальных клеток. С помощью выделения слизи они выскальзывают из влагилиц, совершая колебательные движения, перемещаются в воде, а затем через некоторое время останавливаются и прорастают в новые нити водоросли [Голлербах, Полянский, 1951].

Цианобактерии являются объектом исследования альгологов (как организмы, физиологически схожие с эукариотическими водорослями) и бактериологов (как прокариоты). Сравнительно крупные размеры клеток и сходство с водорослями было причиной их рассмотрения ранее в составе растений («сине-зеленые водоросли»). За это время было альгологически описано более 1000 видов в почти 175 родах, по некоторым данным, более 1500 видов. Бактериологическими методами в настоящее время подтверждено существование не более 400 видов.

Цианобактерии можно найти почти во всех наземных и водных местообитаниях: океаны, пресная вода, влажные почвы, временно увлажненные породы в пустынях, голые скалы и почвы, и даже антарктические породы. Они могут быть как планктонными, так и образовывать фототрофные биопленки. Цианобактерии встречаются почти во всех эндолитических экосистемах. Некоторые из них являются эндосимбионтами лишайников, растений, различных простейших или губок и обеспечивают хозяина энергией. Как уже отмечалось, некоторые из них живут в шерсти ленивцев, создавая особый тип маскировки.

Водные цианобактерии известны своими обширными и весьма заметными скоплениями, которые могут образовываться в пресноводных и морских средах и имеют вид сине-зеленой пленки или

накипи. Такие скопления (цветение воды) могут быть токсичными, поэтому водоемы в период цветения могут закрывать для людей.

Некоторые из этих организмов вносят значительный вклад в глобальную экологию и кислородный цикл. Крошечные морские цианобактерии *Prochlorococcus* были обнаружены только в 1986 г., но на их долю приходится более половины фотосинтеза открытого океана [Nadis].

По одной из версий цвет Красного моря и его название определили цианобактерии (*Trichodesmium erythraeum*), содержащие красный пигмент фикоэритрин и способные вызывать массовое цветение воды.

Клетка цианобактерий — типичная прокариотическая клетка (рис. 10). Ядро и клеточные органеллы отсутствуют. Фотосинтетический аппарат представлен тилакоидами — выростами внутренней мембраны. Их количество и характер расположения различны у разных видов цианобактерий. На поверхности тилакоидов находятся фикобилисомы — структуры, улавливающие фотоны света и передающие их реакционным центрам фотосинтетического аппарата. Как уже было отмечено, сине-зеленый цвет цианобактерий обусловлен наличием зеленого пигмента — хлорофилла *a* и синего пигмента — фикоцианина; у некоторых видов имеется еще красный пигмент, фикоэритрин. Клетка цианобактерий содержит также *карбоксисомы* — полиэдральные тела, образованные молекулами ключевого фермента фотосинтеза — рибулозодифосфаткарбоксилазы. Эти карбоксисомы служат для увеличения концентрации CO_2 вблизи главного фермента цикла Кальвина. Цианобактерии обладают углерод-концентрирующим механизмом, который и позволяет им создавать большие концентрации углерода в клетке [Ogawa, Kaplan].

Способностью к азотфиксации обладают лишь некоторые прокариотические организмы, обеспечивающие все живое на Земле биологическими формами азота. Молекулярный азот, присутствующий в огромном количестве в атмосфере, может быть использован живыми организмами благодаря активности ферментного комплекса нитрогеназы. В результате работы этого комплекса происходит восстановление азота до аммиака, который потом включается в состав азотсодержащих органических молекул. Фермент нитрогеназа отличается высокой

чувствительностью к молекулярному кислороду и неактивен в его присутствии. Поскольку кислород выделяется при фотосинтезе, в эволюции цианобактерий реализованы две стратегии: пространственного и временного разобщения этих процессов. У одноклеточных цианобактерий пик фотосинтетической активности наблюдается в светлое, а пик нитрогеназной активности — в темное время суток.

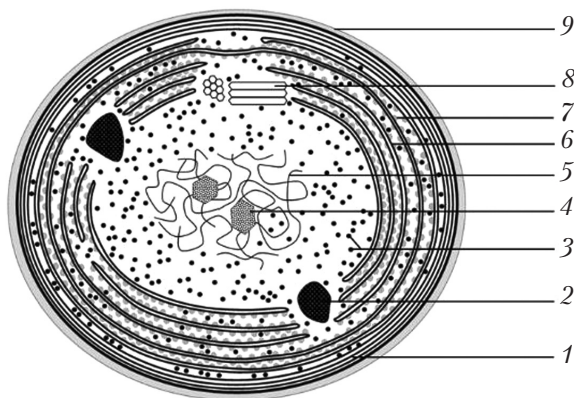


Рис. 10. Строение клетки цианобактерии:

1 — клеточная стенка; 2 — цианофин; 3 — рибосомы; 4 — карбоксисомы; 5 — ДНК; 6 — тилакоид; 7 — фикобилисомы; 8 — газовая вакуоль; 9 — желатиновая оболочка

У нитчатых цианобактерий в процессе эволюции возникли специализированные клетки для азотфиксации — *гетероцисты*. Гетероцисты обычно не способны к делению и росту. В них разрушается фотосистема II, соответственно не идет фотосинтез и не образуется внутренний кислород. От внешнего молекулярного кислорода гетероцисты защищены двумя толстыми дополнительными оболочками. Внутренняя состоит из гидроксилированных гликолипидов, наружная — из полисахаридов. Для гетероцист характерна оксидазная активность, нейтрализующая прошедший кислород. Поэтому *гетероцисты* служат оптимальным местом для анаэробной фиксации азота. Образующиеся соединения связанного азота поступают в соседние вегетативные клетки через микроплазмодесмы, а от них в гетероцисты поступает органический субстрат, необходимый для фиксации азота.

Другим приспособлением для защиты нитрогеназы от инактивации ее кислородом служит способность некоторых видов осуществлять фиксацию азота при отсутствии фотосинтеза в ночное время или посредством чередования фотосинтеза и азотфиксации, подчиняясь определенному эндогенному ритму. Так происходит азотфиксация у морской планктонной цианобактерии *Trichodesmium* [Berman-Frank et al.]. Массы цианобактерии населяют теплые моря и океаны, поэтому фиксация азота этим организмом имеет огромное значение для жизни океана.

Показано, что у некоторых видов *Anabaena* гетероцисты выделяют специфические пептиды и углеводы, привлекающие гетеротрофных бактерий. Гетеротрофные бактерии, обладая высокой дыхательной активностью, «уничтожают» весь кислород вокруг гетероцисты, создавая анаэробные условия. Это увеличивает продуктивность работы нитрогеназы.

При недостатке связанного азота в питательной среде в колонии насчитывается 5–15 % гетероцист. Связанный азот накапливается в гранулах цианофицина или экспортируется в виде глутаминовой кислоты.

Специфическим запасным веществом цианобактерий являются цианофициновые гранулы. Химический анализ показал, что они состоят из полипептида, содержащего аргинин и аспарагиновую кислоту в эквимольных количествах. Остов гранулы построен из остатков аспарагиновой кислоты, соединенных пептидными связями, а к ее бета-карбоксильным группам присоединены остатки аргинина. Для синтеза цианофицина необходима заправка: молекулы АТФ, ионы K^+ и Mg^{2+} . Процесс не закодирован в иРНК и не связан с рибосомами. Появление цианофициновых гранул при культивировании цианобактерий в среде с азотом и их исчезновение при истощении среды по азоту указывают на то, что они в клетке служат резервом азота, мобилизуемым при его недостатке в среде.

Азотфиксация с помощью цианобактерий, таких как *Anabaena* (симбионта водного папоротника *Azolla*), обеспечивает рисовые плантации биоудобрениями [Bocchi, Malgioglio]. Свободноживущие цианобактерии также присутствуют в толще воды на рисовых полях. Цианобактерии можно обнаружить на поверхности зеленой водоросли хара (*Chara*), где они также могут фиксировать атмосферный азот.

Цианобактерии обладают полноценным фотосинтетическим аппаратом, характерным для кислородвыделяющих фотосинтетиков. Фотосинтетическая электрон-транспортная цепь включает фотосистему II (ФС II), цитохромный комплекс и фотосистему I (ФС I). Конечным акцептором электронов служит ферредоксин, донором электронов — вода, расщепляемая при окислении, аналогичном окислению у высших растений. Светособирающие комплексы представлены особыми пигментами — фикобилинами, собранными (как и у красных водорослей) в фикобилисомы. При отключении ФС II в анаэробных условиях они могут использовать только ФС I — циклическое фотофосфорилирование, в этом случае в качестве доноров электронов выступает не вода, а сероводород, тиосульфат или даже молекулярный водород (так же, как у пурпурных фотосинтезирующих бактерий). Однако эффективность такого пути фотосинтеза невелика, и он используется преимущественно для переживания неблагоприятных условий.

Прикрепленные к тилакоидной мембране фикобилисомы выступают в качестве светособирающих антенн для фотосистемы. Компоненты фикобилисом (фикобилипротеинов) отвечают за сине-зеленую пигментацию большинства цианобактерий. Варьирование окраски в основном обусловлено каротиноидами и фикоэритринами, которые дают клеткам их красно-коричневую окраску. В некоторых цианобактериях спектр света влияет на состав фикобилисом. При зеленом свете клетки накапливают больше фикоэритрина, в то время как при красном свете они производят больше фикоцианина. Таким образом, бактерии становятся зелеными при красном свете и красными при зеленом свете. Этот процесс известен как комплементарная хроматическая адаптация и является способом максимального использования имеющегося света для фотосинтеза [Lea-Smith et al.].

Накопленная в результате фотосинтеза энергия используется в темновых процессах фотосинтеза для производства органических веществ из атмосферного CO_2 .

Большинство цианобактерий — облигатные фототрофы, которые, однако, способны к непродолжительному существованию за счет расщепления накопленного на свету гликогена в окислительном пентозофосфатном цикле и в процессе гликолиза

(достаточность одного гликолиза для поддержания жизнедеятельности подвергается сомнению). Цикл трикарбоновых кислот (ЦТК) или цикл Кребса не может участвовать в получении энергии из-за отсутствия α -кетоглутаратдегидрогеназы. «Разорванность» ЦТК, в частности, приводит к тому, что цианобактерии отличаются повышенным уровнем экспорта метаболитов в окружающую среду.

Цианобактерии, по общепринятой версии, явились «творцами» современной кислородсодержащей атмосферы на Земле, что привело к «кислородной катастрофе» — глобальному изменению состава атмосферы Земли. Это произошло в самом начале протерозоя (около 2,4 млрд лет назад) и привело к последующей перестройке биосферы и глобальному гуронскому оледенению.

В настоящее время, являясь значительной составляющей океанического планктона, цианобактерии стоят в начале большей части пищевых цепей и производят значительную часть кислорода (вклад точно не определен: наиболее вероятные оценки колеблются от 20 до 40 %).

Цианобактерия *Synechocystis* sp. PCC6803 была третьим прокариотическим и первым фотосинтетическим организмом, геном которого был полностью секвенирован [Kaneko et al.]. Самые маленькие геномы были обнаружены в *Prochlorococcus* (1,7 Мб), а самый большой — в *Nostoc punctiforme* (9 Мб).

В настоящее время цианобактерии служат важнейшими модельными объектами исследований в биологии. В Южной Америке и Китае бактерии родов спирулина и носток из-за недостатка других видов продовольствия используют в пищу: их высушивают, а затем готовят из них муку. Рассматривается возможное применение цианобактерий в создании замкнутых циклов жизнеобеспечения.

Многочисленные исследования доказали, что некоторые цианобактерии воспринимают свет по тем же принципам, что и глаз многоклеточных организмов. При этом тело бактерии трансформируется в микроскопическое подобие органа зрения животных и человека, поэтому цианобактерии стали модельными организмами для изучения зрения [Schapiro].

Цианобактерии могут вырабатывать цианотоксины: нейротоксины, цитотоксины, эндотоксины и гепатотоксины (например, микроцистин, продуцируемый *Microcystis*). При массовом развитии

(«цветении») цианобактерий цианотоксины могут представлять опасность для животных и человека.

Есть также некоторые группы цианобактерий, способные к гетеротрофному питанию, в то время как другие паразитируют, вызывая заболевания у беспозвоночных или эукариотических водорослей [Jangoux].

Существуют разные подходы к выделению порядков цианобактерий. По морфологии и молекулярным данным выделяют 7 порядков (Komárek et al., 2014):

Gloeobacterales — Глеобактериевые,

Synechococcales — Синехококковые,

Spirulinales — Спирулиновые,

Chroococcales — Хроококковые,

Pleurocapsales — Плеврокапсовые,

Oscillatoriales — Осцилляториевые,

Chroococcidiopsidales — Хроококцидиопсидовые.

Anabaena Bory de Saint-Vincent ex Bornet & Flahault

Порядок Nostocales, семейство Nostocaceae. Нитчатая планктонная водоросль, нити (трихомы) одиночные или в макроскопических дерновинках, трихомы, как правило, запутанные, реже более или менее параллельно ориентированные. Клетки с более или менее глубокими перетяжками на стенках. Нити со слизистыми влагалищами или без них. Трихомы однорядные, четковидные, всегда метамерные (ил. 1; 2, 2). Гетероцисты одиночные, расположены на определенном расстоянии друг от друга. Клетки цилиндрические, бочкообразные или сферические, бледно- или ярко-сине-зеленые или оливковые, содержащие газовые пузырьки (вакуоли) или без газовых пузырьков, но иногда с зернистым содержимым. Терминальные клетки могут быть слегка удлинёнными, коническими, конически-округлыми невакуолизированными. Гетероцисты сферические, овальные или широкоцилиндрические, иногда удлинённые, как правило, немного больше вегетативных клеток. Акинеты сферические, овальные или цилиндрические, одиночные или несколько в ряд, близкие к гетероцистам или слегка удаленные от них [Guiry, Guiry]. Клетки делятся крест-накрест и вырастают до исходного размера к следующему делению.

Этот род известен способностью фиксировать азот, виды рода образуют симбиотические отношения с растениями, например, такими как папоротник *Azolla*. *Anabaena* является одним из четырех родов цианобактерий, производящих нейротоксины, которые являются вредными для местных диких, а также сельскохозяйственных и домашних животных. Это свойство *Anabaena* предполагается использовать для защиты растений от поедания.

В 1999 г. было предпринято секвенирование полного генома *Anabaena*, длиной 7,2 млн пар оснований. Исследование было сфокусировано на гетероцистах, в которых происходит азотфиксация.

Некоторые виды *Anabaena* используют на рисовых полях как эффективное натуральное удобрение. Также *Anabaena* используется в качестве модельного организма для изучения зрения у позвоночных.

Aphanizomenon A. Morren ex É. Bornet & C. Flahault

Порядок Nostocales, семейство Aphanizomenonaceae. Нити свободноплавающие, одиночные, у нескольких видов объединяются в колонии, как микроскопические, так и макроскопические (длиной до 2 см), с трихомами, ориентированными параллельно. Трихомы прямые, слегка изогнутые, цилиндрические, резко или плавно сужающиеся к концам, всегда без слизистых чехлов, у некоторых видов с очень тонкой, растекающейся слизистой оболочкой. Клетки отчетливо удлиненные, иногда вакуолизированные, апикальные клетки длинные, цилиндрические. Трихомы имеют от одного до трех удаленных друг от друга гетероцист. Гетероцисты бочкообразной или цилиндрической формы с закругленными или тупыми концами, которые могут полностью исчезнуть в особых условиях (при высокой концентрации азота). Акинеты обычно овальной формы, редко шаровидные или широкоовальные, цилиндрические, с закругленными концами (ил. 1; 2, 3).

Все виды имеют ограниченные области распространения (и обладают характерной видовой экологией), несколько видов описаны как эндемичные (например, в Каспийском море). Виды данного рода часто обитают в пресноводных озерах и могут вызывать интенсивное цветение воды. *Aphanizomenon* может доминировать в водоемах, частично из-за его способности ограничивать

доступность фосфатов для других фитопланктонных организмов, в то же время увеличивая их доступность для себя. Отчасти это происходит благодаря синтезу цилиндроспермопсина — токсина, который приводит к повышению активности щелочной фосфатазы у других организмов и увеличивает наличие в воде неорганического фосфата, доступного *Aphanizomenon* [Moore et al.]. Виды *Aphanizomenon* могут производить не только цилиндроспермопсин, но и цианотоксины, включая анатоксин и сакситоксин.

Aphanizomenon способен производить биологически полезный азот (аммоний) в процессе фиксации атмосферного азота путем использования специализированных клеток-гетероцист. Значительная часть (35–50 %) фиксированного азота может выделяться в окружающую воду, являясь важным источником биологически доступного азота в экосистеме [Ploug et al.]. *Aphanizomenon* может образовывать большие колонии в качестве защиты от поедания, главным образом дафниями.

Aphanothece C. Nägeli

Порядок Chroococcales, семейство Aphanothecaceae. Одноклеточные цианобактерии, образующие микро- или макроскопические (до нескольких сантиметров в диаметре) колонии. Колонии имеют сферическую или неправильную форму. Клетки рыхло, неравномерно или плотно расположены по всей колонии, зеленоватого, голубоватого, коричневатого или красноватого цвета (рис. 11), как правило, ограничены слизью [Komárek et al., 2014]. Клетки широко-овальные, овальные, эллипсоидные или палочковидные, прямые или слегка изогнутые, с закругленными концами, от бледно-серо-сине-зеленых до ярко-сине-зеленых или красноватых. Деление клеток происходит только в поперечном направлении, перпендикулярном к продольной оси. Размножение осуществляется за счет распада колонии (на отдельные клетки или группы клеток). Этот процесс может

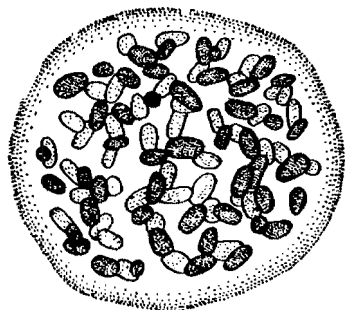


Рис. 11. *Aphanothece* sp.
[по: Жизнь..., с. 86]

происходить в планктоне или бентосе пресноводных озер, прудов или в прибрежной части солоноватых водоемов, а также на мокрой поверхности скал и почвы. Некоторые виды предпочитают термальные источники.

Arthrospira Sitzenberger ex Gomont

Порядок Spirulinales, семейство Spirulinaceae. Название *спирulina* (лат. *Spirulina*) является синонимом рода *Arthrospira*. Представители рода *Arthrospira* — свободноплавающие нитевидные цианобактерии, характеризующиеся цилиндрическими многоклеточными трихомами в левозакрученной спирали. Перегородки под световым микроскопом неразличимы. Размер клеток трихом варьируют от 2 до 12 мкм и иногда может достигать 16 мкм. Слизистые чехлы не развиты или развиты слабо. Фотосинтетические пигменты *Arthrospira*: хлорофиллы и фикоцианины, фикоэритрины (рис. 12).

Arthrospira platensis Gomont имеет оптимум pH между 8 и 11, обитает в тропических и субтропических озерах, воды которых обладают высокими значениями pH и концентрацией карбонатов и бикарбонатов. *Arthrospira platensis* встречается в Африке, Азии и Южной Америке, в то время как ареал *Arthrospira maxima* Setchell & N. L. Gardner in N. L. Gardner ограничен Центральной Америкой. Крупнейшие коммерческие предприятия по производству спирулины расположены в США, Таиланде, Индии, Тайване, Китае, Бангладеш, Пакистане, Мьянме, Греции и Чили.

Для роста и развития артроспиры требуется высокая температура и освещенность. Она может выживать при температуре до 60 °C, а отдельные пустынные виды выживают, впадая в глубокую спячку, даже если водоем высохнет и они окажутся на камнях

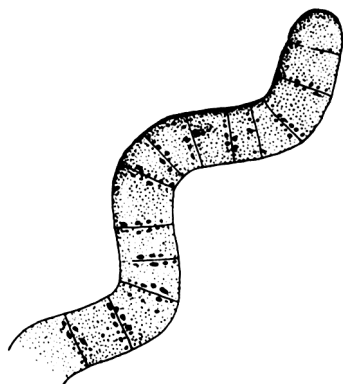


Рис. 12. *Arthrospira jenneri*
Sitzenberger ex Gomont
[по: Wikipedia]

с температурой 70 °С. Это свидетельствует о том, что содержащиеся в спиролине белки, аминокислоты, витамины, ферменты даже при такой температуре сохраняются в клетке, тогда как для большинства ферментов других видов температура 50–54 °С будет губительной.

Спирулина являлась источником пищи для ацтеков и других индейских племен вплоть до XVI в. Также спиролину традиционно собирают в Чаде, из многочисленных озер и прудов, окружающих озеро Чад. Спирулина активно культивируется, в том числе в России.

Высушенная артроспира содержит около 60 % (51–71 %) белка. Это полноценный белок, включающий все незаменимые аминокислоты, хотя и с пониженным содержанием метионина, цистеина и лизина по сравнению с белком мяса, яиц и молока. Однако по данным показателям спиролина превосходит другие растительные источники белка, такие как бобовые.

Chamaesiphon Br. et Grun.

Порядок Synechococcales, семейство Chamaesiphonaceae. Клетки слегка или отчетливо удлинённые, присоединённые своими основаниями к субстрату (камни, растения). Могут быть одиночными или формировать колонии. Размер клетки: длина — 25–30 мкм, ширина — 1,5–2,5(5) мкм. Колонии микро- или макроскопические, могут иметь сферическую форму (с радиально расположенными клетками в общей слизи) или быть плоскими (состоящими из нескольких слоев плотно и параллельно сгруппированных клеток). Клетки вначале сферические, а затем вырастают в булавовидные, цилиндрические, грушевидные, овальные или эллипсоидные; всегда окутаны слизью, которая может быть бесцветной, желтоватой или коричневатой. Содержимое клеток, как правило, бледно-сине-зеленое, желтоватое, оливковое, сероватое, розоватое или красновато-фиолетовое, иногда почти бесцветное (цвет может меняться в одной и той же колонии). Размножается хамесифон экзоспорами, которые образуются у некоторых видов в большом количестве цепочками, у других немногочисленны, у одних рассеиваются, у других прорастают на материнских клетках (рис. 13).

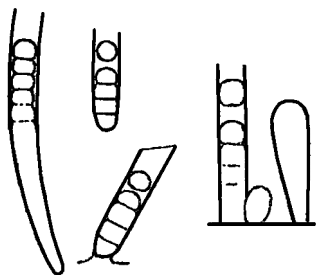


Рис. 13. *Chamaesiphon gracilis*
Rabenhorst [по: Определитель пресноводных..., с. 159]

Только пресноводные виды растут на водных растениях, на других водорослях и камнях, на которых они иногда формируют цветные (желтые, коричневые, черно-фиолетовые) пятна. Виды *Chamaesiphon* довольно обыкновенны в чистых и холодных горных ручьях и реках. Примером может служить *Chamaesiphon curvatus*.

Coelosphaerium Nägeli

Порядок Synechococcales, семейство Coelosphaeriaceae. Одноклеточные или колониальные водоросли; колонии микроскопические, сферические, свободноживущие (в основном планктонные), окутаны бесцветной, нечеткой или ограниченной, тонкой слизью. Клетки расположены в один

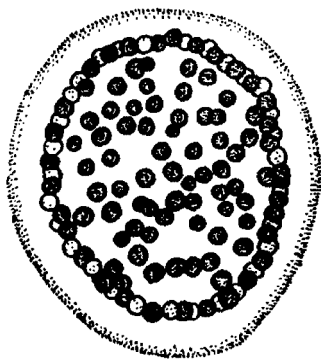


Рис. 14. *Coelosphaerium kuetzingianum* Nägeli
[Определитель пресноводных..., с. 116]

слой вблизи поверхности колонии. Клетки сферические, расположены по периферии, на расстоянии друг от друга (рис. 14), у старых колоний более плотно, чем у молодых. Клетки бледно- или ярко-сине-зеленые, у двух видов — с газовыми вакуолями. Деление клеток проходит в двух направлениях, последующие поколения перпендикулярны друг другу и к поверхности колонии. Размножение — распадом колоний.

Многие виды (*C. dubium*, *C. kuetzingianum*, *C. confertum*, *C. minutissimum* и т. д.) являются планктонными. Ряд видов имеет космополитическое распространение, некоторые виды встречаются в более теплых и тропических областях. Все виды обитают преимущественно в больших, не очень

эвтрофных водоемах.

Dactylococcopsis Hansgirg

Отдел Chroococcales; семейство Chroococcaceae. Колонии веретенообразных клеток. Клетки вытянутые, ланцетные или округлые, имеют слизистую ножку, которой они прикрепляются к другим организмам или подводным предметам (рис. 15). У некоторых видов образуются газовые вакуоли [Walsby et al.]. Размножается делением клетки поперек.

Большинство видов встречается в планктоне стоячих вод, рек, озер и водохранилищ, на влажных скалах, в торфяных водоемах. Некоторые виды найдены в слизи колоний *Microcystis*.

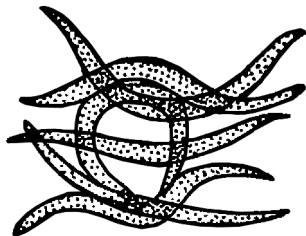


Рис. 15. *Dactylococcopsis raphidioides* Hansgirg [по: Определитель пресноводных..., с. 54]

Gloeocapsa Kützing

Порядок Chroococcales, семейство Chroococcaceae. Колонии микро-, а затем макроскопические (редко только микроскопические), как правило, многоклеточные, слизистые, аморфные, эпилитические или эпифитные (редко — свободноплавающие) [Komárek]. Колонии состоят из небольших групп неравномерно расположенных клеток, окутанных широкими, обычно слоистыми гелеобразными оболочками и образующих бесформенную массу (рис. 16; ил. 4, 3). Клетки и их группы всегда окружены широкими желатиновыми оболочками, которые у некоторых видов интенсивно или частично окрашены в желтый, желто-коричневый, оранжевый, красный, синий или фиолетовый цвет. Клетки сферические или редко нечетко удлиненные и овальные, после деления — полусферические, как правило, с бледно-сине-зеленым однородным

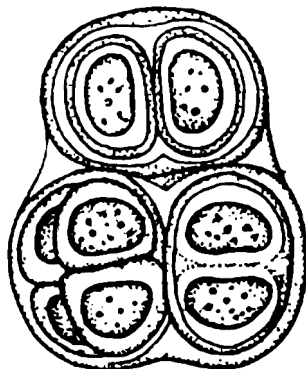


Рис. 16. *Gloeocapsa magma* (Brébisson) Kützing [по: Определитель низших..., с. 235]

содержимым, иногда с единичными гранулами. Деление клеток происходит путем бинарного деления в желатиновых оболочках, в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Клетки достигают исходного размера и формы к следующему делению.

Обитает на влажной почве, старых заборах, камнях, в цветочных горшках, образуя слизистые скопления. Некоторые виды обитают в планктоне пресных водоемов и в морях. В настоящее время род насчитывает 27 видов, встречающихся в европейской части России, на Кавказе, в Средней Азии, Сибири и т. д. Некоторые виды могут служить показателями чистоты воды в водоемах. Лучшее время сбора — весенние и осенние месяцы.

Gloeotrichia J. Agardh ex Bornet & Flahault

Порядок Nostocales, семейство Gloeotrichiaceae. Нитчато-колоннальная; трихомы гетерополярные, с базальными гетероцистами и вершущечными волосовидными концами, с собственными оболочками (рис. 17). Нити объединены в радиальном направлении в полусферические или сферические колонии. Размер колоний — от микроскопического до нескольких сантиметров в диаметре. Цвет оливково-зеленый, желто-зеленый, коричневый или темно-синеватый. Вся колония окутана слизью. Ложные разветвления встречаются редко, в основном во время деления трихом. Ветви отделяются от материнского трихома, но остаются параллельными, радиально расположены в пределах колониальной слизи и создают

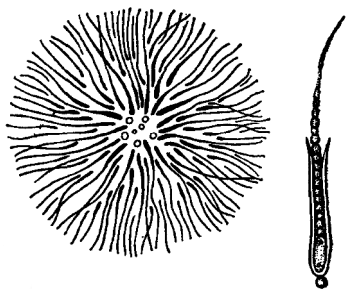


Рис. 17. Колония и отдельные нити *Gloeotrichia echinulata* P. G. Richter [по: Жизнь..., с. 45]

свои собственные желатиновые оболочки. Размножение — распадом трихом внутри колоний, в том числе гормогониями и разделением колонии.

Два вида являются планктонными, некоторые виды развиваются на водных растениях, затопленных камнях и стволах. Несколько видов живут в болотах и водоемах с обильной водной растительностью. Большинство видов имеют ограниченные области распространения

(тропические, бореальные и т. д.). Все виды пресноводные, только планктонная *G. echinulata* обитает как в пресной, так и в соленой воде.

***Gomphosphaeria* Kützing**

Порядок Chroococcales, семейство Gomphosphaeriaceae. Колонии свободной, сферической или неправильной овальной формы, иногда состоят из субколоний. Клетки слегка продолговатые, обратнойцевидные или булавовидные, радиально ориентированные на периферии колонии, которая иногда окутана тонкой, бесцветной диффузной слизью. Клетки имеют однородный светлый или яркий сине-зеленый, оливково-зеленый или красный цвет, размером $(4,2)6-12(15) \times 2-8(13,2)$ мкм. После деления клетки остаются соединенными друг с другом и образуют характерную сердцевидную форму (рис. 18). Деление клеток происходит в двух плоскостях, последующие поколения расположены перпендикулярно друг другу и к поверхности колонии. Размножение осуществляется путем распада колонии.

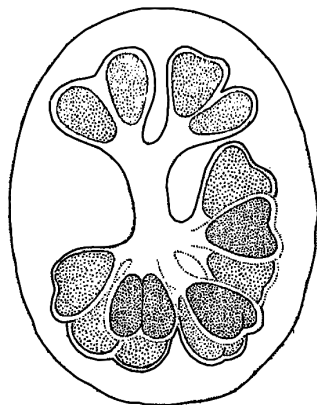


Рис. 18. *Gomphosphaeria* sp.
[по: Определитель пресноводных..., с. 120]

Два вида являются исключительно тропическими, другие известны преимущественно из умеренной зоны. Большинство видов обитают в пресных озерах и на болотах, как в планктоне, так и среди других водорослей и водных растений. Один вид встречается в соленых болотах.

***Lyngbya* C. Agardh ex Gomont**

Порядок Oscillatoriales, семейство Oscillatoriaceae. *Lyngbya* является нитчатой водорослью. Нити толстые, редко — одиночные, обычно соединяются в толстые слои (дерновинки), нередко макроскопические, до нескольких сантиметров или дециметров

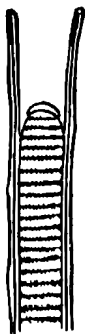


Рис. 19. *Lyngbya aestuarii*
Liebman ex Gomont [по:
Жизнь..., с. 91]

в диаметре. У всех нитей имеются толстые слизистые влагалища. Влагалища отсутствуют очень редко, как правило, при размножении с помощью гормогониев. Трихомы изополярные, прямые или слегка изогнутые (5,5–60 мкм), состоящие из цилиндрических или бочкообразных дисковидных клеток (рис. 19). Клетки короткие, но очень широкие. Содержимое клеток сине-зеленого, оливково-зеленого, желтоватого, коричневатого или розоватого цвета, с тилакоидами, расположенными более или менее равномерно. Деление клеток происходит крест-накрест, перпендикулярно к продольной оси трихома, как правило, в быстрой последовательности. Воспроизводятся с помощью гормогониев, которые отделяются от трихом с помощью некридиальных клеток.

Обычно водоросль встречается в виде дерновинок на различных наземных или погруженных субстратах, некоторые виды являются морскими. Часть встречается в планктоне в виде одиночных трихом. *Lyngbya* является одним из родов цианобактерий, которые формируют основу океанической пищевой цепи.

Водоросли могут вызывать раздражение кожи человека, так называемый дерматит морских водорослей.

***Marssoniella* Lemmermann**

Порядок Synechococcales?, семейство Coelosphaeriaceae?. Колонии микроскопические, шаровидные, свободноплавающие. Клетки удлинённые, обратнотрушевидные, расположенные радиально, тупыми концами к центру. Деление клеток продольное. Слизь колонии очень тонкая, совершенно незаметная, вследствие чего о шаровидной форме колоний можно судить только по радиальному расположению клеток (рис. 20).

Необходимо отметить, что систематическое положение рода в настоящее время неясно. Существует мнение, что род надо рассматривать как эукариотическую водоросль (Guiry, Guiry).

Merismopedia F. J. F. Meyen

Порядок Synechococcales, семейство Merismopediaceae. Плоские пластинчатые колонии клеток, которые регулярно делятся в одной плоскости. Колонии свободноплавающие, микроскопические, реже — видимые, обычно столообразные, плоские или слегка изогнутые, с клетками, расположенными в одной плоскости, квадратной или прямоугольной формы. Количество клеток в колониях — от 4–16 до нескольких сотен и даже тысяч (рис. 21; ил. 4, 2). Слизистая оболочка колоний бесцветная, как правило, однородная. Клетки сферические или широкоовальные (до деления), после деления полусферические, с однородным содержимым, иногда тонко гранулированным. Деление клеток происходит в двух плоскостях, затем перпендикулярно друг к другу и к плоскости колонии.

Обитают преимущественно в пресной воде прибрежной зоны, в планктоне и как эпифиты. Некоторые виды встречаются в болотах, галофильных биотопах (побережья, соленые болота) или в термальных источниках. Распространены по всему миру. Некоторые виды в летнее время вызывают цветение водоемов. Самые распространенные виды — *M. elegans* и *M. glauca*.

Систематика рода затрудняется тем, что на основании последовательности 16S-рДНК виды не различаются, в то же время существует морфологическая изменчивость в природных популяциях. Кроме того, природные популяции, содержащиеся в культуре, изменяются до такой степени, что на основании морфологии их можно отнести к разным видам или даже родам [Palinska et al.].



Рис. 20. *Marssoniella elegans* Lemmermann
[по: Определитель пресноводных..., с. 118]

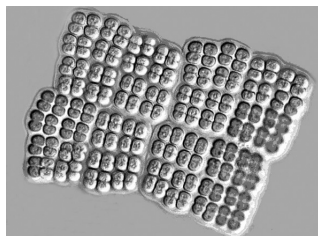


Рис. 21. *Merismopedia* sp.
[по: The Center...]

Microcystis Lemm.

Порядок Chroococcales, семейство Microcystaceae. Микроцистис объединяет виды с шаровидными, эллипсоидными или неправильной формы колониями, иногда продырявленными. Клетки сферической или (после деления) полусферической формы, с однородным сине-зеленым, сероватым или желтоватым содержимым (ил. 1, 1; 2, 1). Клетки у многих видов имеют газовые вакуоли. Благодаря им микроцистис способен регулировать плавучесть и занимать оптимальное положение в толще воды, что является причиной его доминирования в эвтрофных водах. Деление клеток происходит в трех плоскостях. Размножение осуществляется за счет распада колонии.

Обитают микроцистисы в планктоне морских и пресных водоемов. Иногда встречаются на почве. Многие виды имеют мировое распространение (за исключением приполярных областей). При массовом размножении вызывают цветение воды. Большинство видов — хорошие продуценты органического вещества. Отдельные виды содержат токсичные вещества.

Nostoc Vaucher ex Bornet & Flahault

Порядок Nostocales, семейство Nostocaceae. Нитчатая колониальная водоросль. Образует колонии разного размера, формы и консистенции: от микроскопических до крупных, диаметром 30 см; студенистые, мягкие или с крепкой поверхностью. *N. pruniforme* формирует шаровидные и эллипсоидальные плотные колонии диаметром 1–8 см, внутри жидкие, сверху кожистые, с трудноразличимыми трихомами (рис. 22; ил. 4, 1). Маленькие колонии обычно шаровидные, большие — распростертые. Трихомы имеют одинаковую ширину по всей длине, апикальные клетки морфологически не отличаются от других клеток. Клетки цилиндрические, бочкообразные до почти сферических, образуют четковидные трихомы. Изменчивость размера клеток и формы иногда встречается у одного и того же вида. Гетероцисты одиночные, их частота или отсутствие зависит от метаболизма азота. Акинеты овальные, их размер немного больше размера клеток. Размножаются гормогониями.

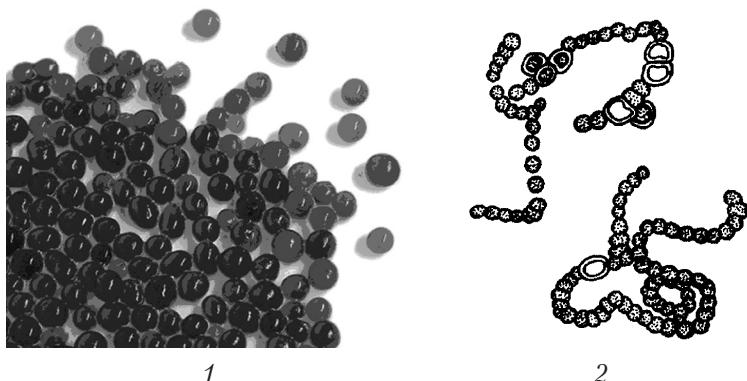


Рис. 22. Колонии *Nostoc pruniforme* C. Agardh ex Bornet & Flahault, богатые хлорофиллом *a* (1) [по: The Center...], и нити колонии с гетероцистами *N. microscopium* Carmichael ex Bornet & Flahault (2) [Жизнь..., с. 63]

Насчитывается около 50 видов; обитают в пресных водах, на влажных скалах и почве почти во всех зонах. Различные виды встречаются в пресноводных биотопах, как эпилиты и эпифиты — в незагрязненных озерах, реках и прудах, многие виды растут на поверхности почвы. Представители рода содержат белок и витамин С. Виды *Nostoc* культивируются и употребляются в пищу, в основном в Азии, а также в Андах. В связи с наличием азотфиксации являются важными компонентами приполярных наземных и водных биотопов. Некоторые виды рода являются симбионтами печеночников, папоротников и сосудистых растений (родов *Cycas* — Саговники, *Gunnera* — Гунера).

***Oscillatoria* Vaucher ex Gomont**

Порядок Oscillatoriales, семейство Oscillatoriaceae. Очень распространенный род, состоящий из неразветвленных нитей (трихом). Обитают в планктоне или прикрепленные, часто в мелких, от микроскопических до макроскопических, гладких слоистых дерновинках; редко одиночные или в небольших группах. Трихомы изополярные, прямые или слегка изогнутые, однорядные, состоят из коротких цилиндрических или дискообразных клеток (длина (высота) клеток обычно меньше ширины). Клетки с одиночными

гранулами, сине-зеленые, коричневатые или розоватые, с неравномерно рассеянными тилакоидами (ил. 2, 4). Конечные клетки широкоокруглые, иногда головчатые. Ложное ветвление, гетероцисты и акинеты отсутствуют. Деление клеток происходит крест-накрест, в быстрой последовательности. Трихомы распадаются на более короткие гормогонии путем разделения или с помощью некридиальных клеток.

Виды образуют скопления на различных субстратах (грязь, камни, песок и т. д.), в мелководных биотопах, в прибрежной зоне или бентосе пресной, солоноватой или морской среды обитания и на влажных почвах.

Возможно, виды *Oscillatoria* участвуют в фиксации N_2 , особенно в анаэробных условиях. Вероятно, у них также присутствует аноксигенный фотосинтез с использованием H_2S в качестве донора протонов.

Отдельные нити в колонии могут скользить назад и вперед относительно друг друга, пока вся масса не будет переориентирована на источник света. Кончик трихома колеблется, как маятник.

Oscillatoria sp. является предметом исследований в области природного производства бутилгидрокситолуола, антиоксиданта, пищевой добавки и промышленного химического вещества.

***Phormidium* Kützing ex Gomont**

Порядок Oscillatoriales, семейство Oscillatoriaceae. Род формидиум (*Phormidium*) объединяет около 100 видов, отличием от рода осциллятория (*Oscillatoria*) является мягкое расплывающееся влагалище у нитей, склеивающее их в своеобразные пленчато-кожистые дерновинки.

Представляет собой цианобактерию нитчатой формы. Снаружи трихомы окружены слизистым цилиндром-влажалищем. Трихомы состоят из цилиндрических, иногда — слегка бочкообразных клеток (рис. 23; ил. 3, 1). Ширина клеток, образующих трихомы, в 2–3 раза больше длины и составляет 2–4 мкм, длина — 1,5–1 мкм. Тилакоиды расположены перпендикулярно по отношению к клеточной стенке (в радиальном направлении в поперечном сечении). Гетероцисты и акинеты отсутствуют. Размножение происходит посредством гормогониев.

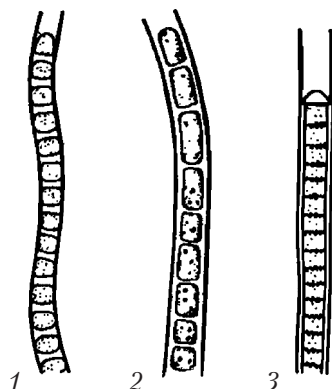


Рис. 23. *Phormidium foveolarum* Gomont (1), *Ph. molle* Gomont (2), *Ph. autumnale* Gomont (3) [по: Жизнь..., с. 91]

В редких случаях представлен одиночными нитями, как правило, в дерновинках на разных субстратах (почва, мокрые камни, грязь, водные растения), некоторые виды встречаются в морской литорали. Несколько видов обнаружены в экстремальных местобитаниях (термальные источники, пустыни).

***Plectonema* Thuret ex Gomont**

Нити с более или менее обильным ложным ветвлением одиночного или парного (двойного) типа. Влагалища бесцветные, реже — желтоватые или коричневатые, крепкие, довольно тонкие, содержащие всегда по одному трихому. Клетки без газовых вакуолей. Концевые клетки широкоокруглые, иногда головчатые или со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой. Гетероцисты и акинеты отсутствуют. Деление клеток происходит крест-накрест, перпендикулярно к продольной оси трихома, в быстрой последовательности. Размножение осуществляется с помощью гормогониев. Обитает в олигосапробных водоемах с прозрачной водой, на водных растениях и камнях в прибрежной зоне.

Rhabdoderma Schmidle & Lauterborn



Рис. 24. *Rhabdoderma linearis* Schmidle & Lauterborn [по: Определитель пресноводных..., с. 51]

Порядок Synechococcales, семейство Synechococcaceae. Одноклеточная колониальная водоросль. Колонии микроскопические, содержащие относительно небольшое число клеток (рис. 24). Клетки цилиндрические, с закругленными концами, прямые, полукругло или S-образно (спиралевидно) изогнутые, с бледно-сине-зеленым, иногда розоватым однородным содержимым. Редко встречаются одиночные или парные клетки, обычно они соединены в плоские или кругловатые колонии с гомогенной, часто малозаметной, расплывающейся слизью. Деление клеток поперечное, перпендикулярное длинной оси. Большинство видов — планктонные, обитают в незагрязненных водных биотопах с многочисленными водными растениями.

Snowella Elenkin

Порядок Synechococcales, семейство Coelosphaeriaceae. *Snowella* образует сферические или овальные микроскопические колонии,

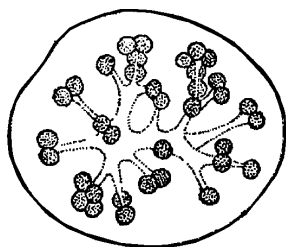


Рис. 25. *Snowella rosea* (J. W. Snow) Elenkin [по: Определитель пресноводных..., с. 121]

иногда состоящие из субколоний, которые имеют центральную систему из тонких желатиновых стеблей с клетками на концах (на периферии колонии). Колонии окружены очень тонкой, неструктурированной, диффузной слизью (рис. 25; ил. 3, 4). Клетки шаровидные или слегка удлинённые в радиальном направлении, бледно-сине-зеленые, оливково-зеленые или желтоватые. Диаметр (или длина) клеток — 0,6–4,2 мкм. Бинарное деление

осуществляется в двух плоскостях, расположенных перпендикулярно друг другу и к поверхности колонии. Размножение — распадом колонии [Komárek]. Виды обитают в планктоне пресноводных и слегка солоноватых водоемов.

Synechococcus Nägeli

Порядок Synechococcales, семейство Synechococcaceae. Одноклеточные, размер клеток — от 0,8 до 1,5 мкм. Клетки одиночные или агломерированные, но без общей слизи, овальные, широкоовальные или палочковидные, иногда изогнутые или сигмовидные, закругленные на концах, с однородным содержимым либо с несколькими диспергированными или одиночными полярными гранулами, как правило, бледно-сине-зеленые, редко оливково-зеленые, ярко-сине-зеленые или розоватые, неподвижные (рис. 26). Электронная микроскопия часто выявляет в клетках наличие фосфатных включений, гранул гликогена и, что более важно — высокоструктурированных карбоксисом. Основным фотосинтетическим пигментом *Synechococcus* является хлорофилл *a*, а вспомогательными — четыре фикобилина: фикоцианин, аллофикоцианин, аллофикоцианин *B* и фикоэритрин. Деление клеток всегда бинарное, перпендикулярно длинной оси клетки. Дочерние клетки растут до следующего деления. После деления клетки отделяются или остаются с материнской клеткой.

Несколько видов произрастают в дерновинках и колониях других водорослей или образуют мелкие колонии на влажных субстратах (грязь, дерево, камни и т. д.). Известна группа видов из метафитона и перифитона термальных и минеральных источников. Планктонные виды были найдены в океанах, а также в пресноводных водоемах (озерах).

Исследования показали неоднородность рода. Изоляты *Synechococcus* морфологически очень похожи, но демонстрируют содержание G + C в диапазоне от 39 до 71 %, что подтверждает большое генетическое

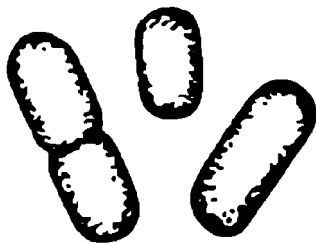


Рис. 26. *Synechococcus* sp.
[по: Определитель низших...,
с. 235]

разнообразие этого временного таксона. На основе морфологии, физиологии и генетических признаков род *Synechococcus* делят на пять кластеров (эквивалент родов) [Herdman et al.]. В то же время полное филогенетическое древо 16S рРНК последовательностей *Synechococcus* выявило не менее 12 групп, которые морфологически соответствуют *Synechococcus*, но не являются производными от общего предка. На основе молекулярного анализа было подсчитано, что первый *Synechococcus* появился 3 млрд лет назад в термальных источниках, а затем приспособился к обитанию в морских и пресных водоемах [Dvořák et al.]. Среди видов *Synechococcus* встречаются несколько, обитающих в экстремальных условиях (например, термофильные *S. lividus*, *S. bigranulatus*).

Synechococcus — важная экспериментальная модель организма, штаммы которого хорошо растут в разных типах культур. Геном штамма *Synechococcus elongatus* PCC7002 имеет размер 3 008 047 пар оснований [Palenik et al.]. *Synechococcus* и *Synechocystis* производят различные противогрибковые и антибактериальные вещества.

Synechocystis C. Sauvageau

Порядок Synechococcales, семейство Merismopediaceae. Одноклеточные водоросли, диаметр клеток — 2 мкм. Клетки одиночные или агломерированные (могут образовывать небольшие колонии, но без общей слизи), сферические или слегка широкоовальной формы (рис. 27). Перед делением иногда окутаны собственной тонкой, бесцветной, растекающейся слизистой оболочкой с однородным содержимым или с несколькими гранулами; бледно-сине-зеленые, оливково-зеленые, ярко-зеленые или розоватые. Деление клеток происходит в двух перпендикулярных плоскостях; дочерние клетки отделяются вскоре после разделения и растут, достигая первоначального размера и формы, до следующего бинарного деления.

Способны к положительному фототаксису (ориентированное движение в сторону источника света) и фотокинезу (движение, пропорциональное интенсивности света). Представители рода используют оксигенный и аноксигенный фотосинтез (источником электронов является H_2S).

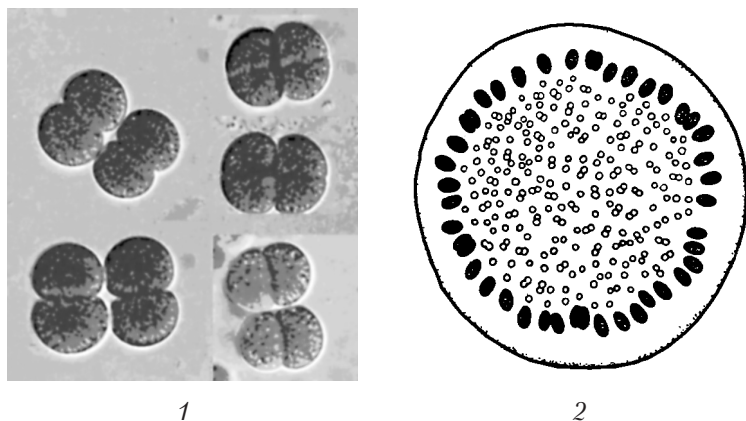


Рис. 27. *Synechocystis* sp. (1) и *S. endobiotica* (Elenkin & Hollerbach) Elenkin: эндофит в колонии *Woronichinia* (2) [по: The Center...; Определитель низших..., с. 235]

Было высказано предположение, что представители рода *Synechocystis* изначально обладали способностью фиксировать газообразный азот, но затем в ходе эволюции утратили гены, определяющие азотфиксацию [Turner et al.].

Наиболее известен штамм *Synechocystis* sp. PCC 6803, выделенный из пресноводного озера в 1968 г. Он лучше всего растет при температуре от 32 до 38 °С, как в чашках Петри с агаром, так и в жидкой культуре [Ikeuchi, Tabata]. *Synechocystis* sp. PCC 6803 представляет собой модель первого фотосинтетического организма с полностью отсекунированным геномом. Способен приобретать гены путем горизонтального переноса. Исследование генома показало его способность легко трансформироваться, поэтому им можно манипулировать с помощью «точечной» замены гена. *Synechocystis* sp. PCC6803 способен к фототрофному росту за счет окислительного фотосинтеза, в темноте может питаться гетеротрофно путем гликолиза и окислительного фосфорилирования.

Самый распространенный в России вид — *S. aquatilis* Sauvageau.

Woronichinia A. A. Elenkin

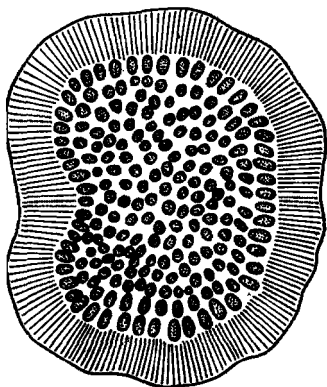


Рис. 28. Колония *Woronichinia naegeliana* (Unger) Elenkin с штриховатой наружной слизью [по: Жизнь..., с. 45]

Порядок Synechococcales, семейство Coelosphaeriaceae. Колонии микроскопические, слизистые, свободноплавающие, могут состоять из субколоний. Колониальная слизь радиально-волокнуisto-трубчатого строения. Клетки эллипсоидальные или обратнойцевидные, располагающиеся периферическим слоем под слизистой оболочкой; бледно-сине-зеленые или желтоватые. Деление клеток происходит продольно длинной оси в двух взаимно перпендикулярных направлениях (рис. 28). Обитает в планктоне пресных вод.

ПОДЦАРСТВО ВІЛІРНУТА

ОТДЕЛ RHODOPHYTA – КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Название отдела происходит от греческого слова «*rhodon*», что означает «розовый». Характерная красная окраска водорослей обусловлена наличием фикоэритрина и других пигментов. *Красные водоросли*, или *багрянки*, являются обитателями в основном морских экосистем, в пресных водах встречаются крайне редко, как правило, в чистых водах рек и ручьев, реже — в озерах и лужах [Sheath, Hambrook]. Красные морские водоросли можно обнаружить во всех прибрежных районах мира — от тропиков до полюсов, хотя их разнообразие в полярных регионах невелико. В основном ведут прикрепленный образ жизни, но существует достаточно большая группа видов, процветающих в стоячих водах. Небольшое число видов обитают в пресных водоемах.

Размеры красных водорослей значительно варьируют — от микроскопических одноклеточных до крупных нитчатых и паренхимных форм. Клетки покрыты оболочкой, содержащей фибриллы целлюлозы и пектины.

Фотосинтетические формы содержат хлорофилл *a*, хлорофилл *d*, каротиноиды и фикобилины — красный фикоэритрин, синий фикоцианин и аллофикоцианин [Rowan; Gantt]. Хлоропласты имеют различную форму, окружены двумембранной оболочкой и содержат одиночные тилакоиды. Запасным продуктом выступают полисахариды, так называемый «багрянковый крахмал», окрашенный в бурый цвет из-за содержания йода.

Многие виды красных водорослей имеют сложные жизненные циклы. Для них характерно чередование поколений: кроме поколения гаметофита, многие представители проходят два спорофитных поколения — карпоспорофит, формирующий без редукции диплоидные карпоспоры, из которых развивается тетраспорофит, образующий в результате мейоза тетрады спор (реже — моноспоры), из которых вырастает гаметофит. В их жизненном цикле отсутствуют жгутиковые стадии, репродуктивные клетки разносятся водой.

Большинство красных водорослей являются фотосинтезирующими растениями, выступая первичными продуцентами морских экосистем, и служат кормовой базой для различных беспозвоночных и позвоночных животных. Группа известковых (кораллиновых) водорослей совместно с кораллами формирует коралловые рифы. Способность этих водорослей накапливать растворенные в воде вещества, в том числе и радиоактивные, используют в биоиндикации качества морской воды.

Благодаря высокому содержанию витаминов и белков и высокой скорости роста некоторые представители являются объектом промысла и культивирования как пищевые растения, к примеру, *порфира* (*Porphyra*), известная под названием «нори», *грацилярия* (*Gracilaria*) и *пальмария* (*Palmaria palmata*). Нередко из красных водорослей, так называемых агарофитов, получают агар-агар (*гелидиум*, *грацилярия*, *анфельция*, *эухема* и др.).

В умеренном климате разнообразие красных водорослей невелико.

***Batrachospermum* Roth**

Порядок Batrachospermales, семейство Batrachospermaceae. Пресноводная водоросль, обитающая в ручьях, реках и озерах с чистой водой, нередко соседствующих с торфяными болотами. Таллом сильно разветвленный, оливково-зеленого цвета, погруженный в студенистую слизь, имеет четкую форму, до 10 см длиной (ил. 5, 1). Окраска таллома обусловлена значительным содержанием фикоцианина. Основная ось неограниченно нарастающая, несет мутовки ветвей ограниченного роста.

***Compsopogon* Montagne**

Порядок Compsopogonales, семейство Compsopogonaceae. Данный род на Урале не встречается и приводится в качестве примера красных водорослей. Он является видом, населяющим аквариумы. Места естественного распространения — Северная и Южная Америка, Европа, Азия, Австралия и Океания. Компсогон — разветвленная пресноводная нитчатая водоросль, до 20–50 см длиной и 250–2000 мкм в диаметре; окраска от голубоватой до фиолетово-зеленой (ил. 5, 2). Таллом представлен нитями простых цилиндрических клеток. Размножается путем фрагментации и спорами. Известны как свободноплавающие, так и бентосные виды.

ОТДЕЛ GLAUCOPHYTA — ГЛАУКОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Глаукофитовые водоросли — это небольшой отдел одноклеточных и колониальных водорослей. Вместе с красными и зелеными водорослями и наземными растениями они образуют *Archaeplastida*, однако взаимосвязь между ними пока слабо изучена. Представители глаукофитов имеют давнюю историю, о чем свидетельствуют ряд примитивных черт, в том числе примитивно устроенные хлоропласты, сохранившие сходство с цианобактериями. Сегодня известно всего 13 видов, объединенных в 4 рода. Ранее глаукофиты рассматривались как представители семейства *Oocystaceae* в порядке *Chlorococcales*.

Клетки глаукофитов округлой формы, от 10 до 40 мкм в диаметре, с коккоидным, палмелоидным, реже — монадным строением таллома. Клетки колониальных форм имеют клеточную стенку, содержащую целлюлозу, у одноклеточных форм клеточная стенка обычно отсутствует. Подвижные формы несут два неравных жгутика. Под клеточной мембраной располагаются везикулы, образующие гребни на поверхности клетки. Цитоплазма, в отличие от сине-зеленых водорослей, неокрашенная. Пластиды представлены примитивными цианеллами или цианопластами — двумембранными органеллами округлой формы. Между мембранами цианелл содержится слой муреина, который, как предполагается, является свидетельством эндосимбиотического происхождения пластид от цианобактерий. Фотосинтетические пигменты включают хлорофилл *a* и фикобилины [Rowan]. Запасное вещество — крахмал.

Являются обитателями исключительно планктона и бентоса пресных водоемов, часто встречаются в болотах.

Glaucocystis Itzigsohn

Порядок Glaucocystales, семейство Glaucocystaceae. Одноклеточная или колониальная свободноплавающая водоросль с коккоидным типом организации. Клеточная стенка толстая, содержит целлюлозу, цитоплазма прозрачная, жгутик сильно редуцированный, короткий (рис. 29; ил. 5, 3). Хлоропласты представлены цианеллами — древней формой пластид. Размножается при помощи автоспор. Распространен в озерах.

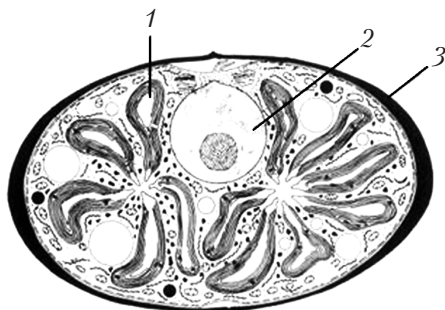


Рис. 29. *Glaucocystis nostochinearum* Itzigsohn с цианеллами внутри:

1 — хлоропласт (цианелла); 2 — ядро; 3 — клеточная стенка

ПОДЦАРСТВО CHLOROPHYTA

ОТДЕЛ CHLOROPHYTA — ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

500 млн лет назад зеленые водоросли кардинально изменили облик нашей планеты, завоевав земную поверхность и дав начало высшим растениям. Колонизировав сушу, зеленые водоросли и их потомки создали среду для существования и эволюции наземных групп животных и грибов. Наземные растения и родственные им предковые и современные формы зеленых водорослей образуют подцарство *Viridiplantae*. При изучении современных видов получена масса ультраструктурных, биохимических и молекулярных доказательств того, что наземные растения эволюционировали именно из зеленых водорослей. Фактически высшие растения можно рассматривать как особую ветвь развития зеленых водорослей.

Термин «зеленые водоросли» использовался ранее для описания огромной сборной группы водорослей, включавшей в себя представителей *Chlorophyta* и *Charophyta*. Согласно классификациям, основанным на генетических данных [Leliaert et al., 2012], *Chlorophyta* наряду с *Streptophyta* (включающей харовые, конъюгаты и высшие растения) образуют царство (подцарство) *Viridiplantae* — Зеленые растения. Отдел *Chlorophyta* включает в себя около 4 300 видов.

Зеленые водоросли, в современном понимании, включают одноклеточные и колониальные жгутиковые, коккоидные и нитевидные формы, а также макроскопические многоклеточные водоросли. Все зеленые водоросли несут черты сходства с наземными растениями, которые наиболее ярко проявляются у высокоорганизованных стрептофитовых водорослей. В основном это наличие асимметричных оснований жгутиков с многослойной структурой, ферментов гликолатного цикла, расположенных в пероксисомах, и открытого ацентрического митоза. Клеточная оболочка зеленых водорослей и наземных растений содержит особый вид целлюлозы, структурно отличающийся от других групп водорослей.

Зеленые водоросли представлены одно- и многоклеточными видами. Многие виды зеленых водорослей большую часть своей жизни живут в виде отдельных клеток, в то время как другие виды образуют ценобии (колонии), длинные нити или высокодифференцированные талломы макроскопических водорослей.

Фотосинтезирующие формы водорослей, как и наземные растения, содержат хлорофиллы *a* и *b*, каротины α и β и ксантофиллы [Rowan]. Хлоропластная эндоплазматическая сеть отсутствует. Клеточная стенка обычно содержит целлюлозу. Основным запасным продуктом является крахмал (амилоза и амилопектин), который откладывается в виде зерен внутри хлоропластов [Dodge].

Из всех групп эукариотических водорослей зеленые водоросли встречаются в наиболее разнообразных местообитаниях. Они в изобилии обитают в пресноводных озерах и ручьях. Их можно встретить в прибрежных морских водах и в открытом океане в виде фитопланктона. Отдельные представители, способные переносить условия экстремального засоления, найдены на дне океана в сообществах гидротерм и в пустынях. Менее экзотические виды поселяются на поверхности скал, шерсти животных и коре деревьев. Виды *Chlorophyta* образуют симбиотические отношения с грибами (в результате возникают лишайники), простейшими, губками и кишечнополостными.

Monostroma kuroshiense F. Bast — эндемичные для побережья Японии водоросли, культивируются в Восточной Азии и Южной Америке для производства нори, используемого для изготовления суши. Род *Monostroma* является наиболее широко культивируемым для производства агара, продуктов питания и в медицинских целях.

Отдельные представители зеленых водорослей могут существовать в экстремальных условиях. Так, хламидомонада снежная (*Chlamydomonas nivalis*) из класса *Chlorophyceae* встречается на поверхности снежников и ледников, окрашивая их в красноватые оттенки.

Actinastrum Lagerh.

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Талломы обычно колониальные, реже — одиночные; формируют 8-клеточные звездчатые ценобии; клетки более широкими концами погружены в слизь в центре ценобии. В неблагоприятных условиях образуют 4- и даже 2-клеточные ценобии. Форма клеток — от вытянутой до линейной (длина в пять раз превышает ширину), с острыми, притупленными или усеченными верхушками. Клетки $7-40 \times 1-8$ мкм, соединены только в основании.

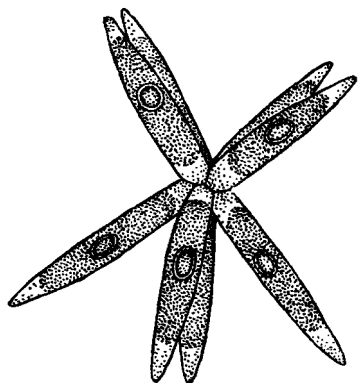


Рис. 30. *Actinastrum hantzschii*
Lagerheim [по: Жизнь..., с. 279]

водорослей со звездчатым расположением клеток (*Nitzschia*, *Synedra*).

Клетки одноклеточные; хлоропласт одиночный, пристенный, с пиреноидом (рис. 30). Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение неизвестно. Представители рода *Actinastrum* встречаются в планктоне эвтрофных пресноводных прудов и озер во всем мире, за исключением арктических и субарктических территорий. Положение рода до конца не выяснено, его также помещают в семейство *Selenastraceae*. Представители рода похожи на ряд диатомовых

Acutodesmus (Hegew.) Tsar.

(см. *Scenedesmus* Meyen, с. 109).

Aegagropila Kützing

Класс Ulvophyceae, порядок Cladophorales, семейство Pithophoraceae. Один из самых известных в аквариумной культуре видов *Aegagropila linnaei* Kützing, в литературе часто встречается под своим устаревшим синонимом *Cladophora aegagropila* (Linnaeus) Trevisan. Представляет собой колонию зеленых водорослей диаметром 6–12 см (ил. 7, 3). Слоевидное эгагропила имеет форму правильного шара, состоит из ветвящихся нитей. Вид встречается в озерах и реках умеренных широт Северного полушария, где температура воды летом не превышает 18–22 °C.

Ankistrodesmus Corda

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Selenastraceae. Одиночные клетки встречаются редко, в основном от нескольких до многих клеток объединяются в колонии (4–16

(до 128) клеток). Слизистые оболочки могут отсутствовать. Клетки вытянутые, остроконечные, веретеновидные или игольчатые, часто с сильно оттянутой верхушкой; иногда прямые, но чаще изогнутые или скрученные, $15-105 \times 1-6$ мкм. Они собраны в основном в параллельные пучки, у некоторых видов колонии звездчатые. Клеточные стенки гладкие. Клетки одноядерные (хлоропласт постенный, лентовидный, одиночный), но их число увеличивается при образовании автоспор; пиреноид отсутствует (рис. 31, 73). Бесполое размножение происходит путем образования автоспор и фрагментации колоний. Жгутиковые формы и половое размножение неизвестны. Виды рода *Ankistrodesmus* обитают в планктоне пресноводных озер и имеют космополитное распространение; большинство видов обитает в слегка подкисленных и незагрязненных водах. В основном распространены в водах умеренных широт, ареал некоторых видов (например, *Ankistrodesmus bernardii*) ограничен тропиками.

Selenastrum и *Ankistrodesmus* некоторые авторы считают синонимами, ключевым отличием является степень кривизны клетки, более или менее прямая (*Ankistrodesmus*) или слегка изогнутая (*Selenastrum*) форма. Виды отличаются в основном размерами и формой клеток.

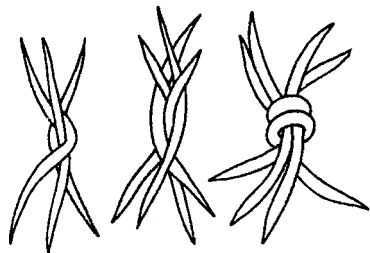


Рис. 31. *Ankistrodesmus spiralis* (W. B. Turner) Lemmermann [по: Царенко, с. 135]

Ankyra Fott

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Characiaceae. Микроскопические клетки, одиночные или образующие небольшие группы, планктонные или прикрепленные к микроскопическим частицам мусора. Клетки веретеновидные или цилиндрические, $15-150$ мкм длиной и $1,5-14$ мкм шириной. Передний конец постепенно сужается, образуя длинный шип; задний конец постепенно сужается в длинную щетинку, несущую на конце двулопастной якоревидный или листовидный (в виде шпателя) придаток. Придаток $1-6$ мкм длиной и до $2,3$ мкм шириной. Клеточная стенка гладкая. Клетки одноядерные; хлоропласты

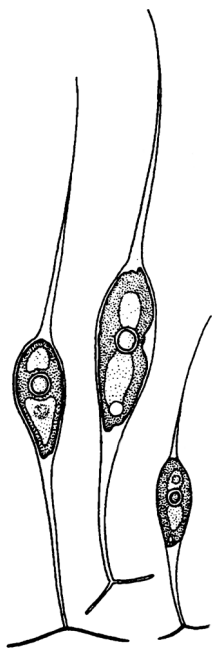


Рис. 32. *Ankyra ancora* f. *issajevii* (Kisselev) Fott
[по: Царенко, с. 42]

одиночные, с пиреноидом или без него (рис. 32). Размножение осуществляется зооспорами. Также известны покоящиеся споры. Половое размножение неизвестно. Возможно, космополитный род встречается в пресноводных водоемах.

***Binuclearia* Wittrock**

Класс Ulvophyceae, порядок Ulotrichales, семейство Gloeotilaceae. Филаменты однорядные, неразветвленные, окружены слизистым чехлом различной толщины, прикрепляются к субстрату секретом недифференцированной базальной клетки. Апикальная клетка покрыта куполовидной шапочкой. Протопласты клеток покрыты *H*-образно фрагментированными клеточными стенками. Хлоропласт один, парietальный, со слабо заметным пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, апланоспорами или акинетами. Половой процесс неизвестен.

***Botryococcus* Kützting**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Trebouxiales, семейство Botryococcaceae. Слоевище водорослей микроскопическое или полумикроскопическое, до 1 мм в диаметре. Образуют шаровидные, овальные, гроздьевидные или неправильной формы колонии. Для некоторых видов (или для старых колоний) характерно формирование бесцветных субколоний, соединенных тонкими или толстыми гиалиновыми тяжами, погруженными в слизь. Клетки вытянутые, овальные, обратнойцевидные, конически сужающиеся к центру колонии, или округлые, частично или полностью погруженные в компактный центральный слизистый матрикс. Плотный центральный слизистый матрикс, иногда студенистый,

часто пропитан бесцветным или оранжевым маслом, в последнем случае колонии могут быть от коричневого до кирпично-красного цвета. Клетки диаметром или длиной 6–20 мкм, шириной — 2,5–8 мкм; одноядерные. Хлоропласт постенный, чашеобразный, с одним базальным пиреноидом (рис. 33). Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Зооспоры и половое размножение неизвестны. Отдельные представители рассматриваются как перспективные для производства биотоплива (*B. braunii*). Обитает в планктоне пресноводных водоемов повсеместно.

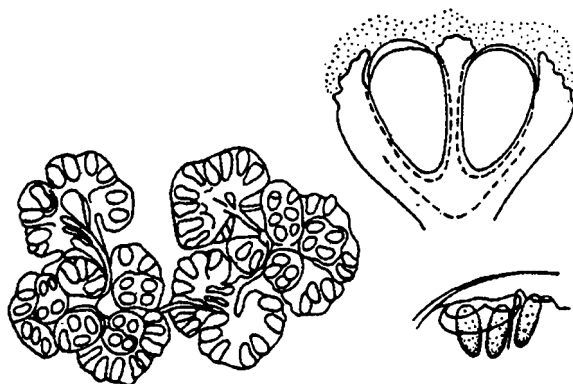


Рис. 33. *Botryococcus braunii* Kützinger [по: Царенко, с. 80]

***Bulbochaete* C. Agardh**

Класс Chlorophyceae, порядок Oedogoniales, семейство Oedogoniaceae. Однорядные ветвящиеся нитчатые водоросли, как правило, прикрепленные к субстрату видоизмененными базальными клетками. Vegetативные клетки одноядерные, сильно вакуолизированные, с крупным сетчатым постенным хлоропластом, содержащим один или (обычно) несколько пиреноидов (рис. 34). Матрикс пиреноида пронизан многочисленными разветвленными цитоплазматическими каналами. Vegetативные нити состоят из клеток трех морфологических типов: 1) базальные видоизмененные клетки, 2) почти цилиндрические интеркалярные клетки, которые часто несколько больше в ширину на апикальном конце, и 3) меньшие, конечные клетки с утолщенным или

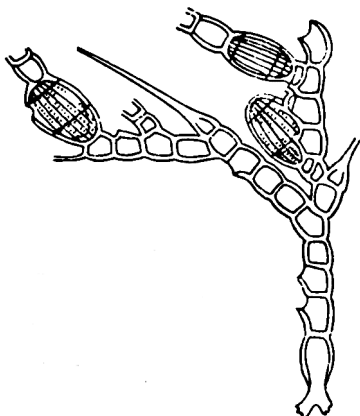


Рис. 34. *Bulbochaete nana*
Wittrock ex Hirn [по: Определи-
тель низших..., с. 251]

луковицевидным основанием, несущие значительно удлиненный, тонкий, бесцветный, похожий на волосок цитоплазматический вырост. Наличие волосовидных клеток является одним из самых заметных и отличительных черт рода. Бесполое размножение осуществляется многожгутиковыми зооспорами, акинетами или фрагментацией нитей. Половое размножение — по оогамному типу; встречаются однодомные или двудомные представители. Широко распространенные обитатели пресных водоемов.

Carteria Diesing

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Chlamydomonadaceae. Одноклеточные водоросли с шаровидными клетками диаметром 10–45 мкм. Каждая клетка, как правило, с двумя или четырьмя сократительными вакуолями и четырьмя передними равными жгутиками. Хлоропласт одиночный, бокаловидный, *H*-образный или расчлененный. Пиреноид один или несколько, глазок заметный, расположен в передней части клетки. Ядро одно, центральное. Бесполое размножение осуществляется зооспорами. Половое размножение — изогамия, анизогамия или оогамия. Виды *Carteria* широко распространены в пресноводных водоемах и на почве.

Chaetophora F. Schrank

Класс Chlorophyceae, порядок Chaetophorales, семейство Chaetophoraceae. Слоевище макроскопическое, бледно-зеленое, шаровидное, состоит из рыхлой короткой стелющейся части и дихотомически разветвленных прямостоячих нитей. Нити разветвленной части могут заканчиваться бесцветными многоклеточными

волосовидными окончаниями. Клетки главной оси 7–12 мкм в ширину, 15–30 мкм в длину, хлоропласт один, постенный, с одним или несколькими пиреноидами (рис. 35). Размножается акинетами, четырехжгутиковыми зооспорами и двужгутиковыми гаметами; половой процесс изогамный.

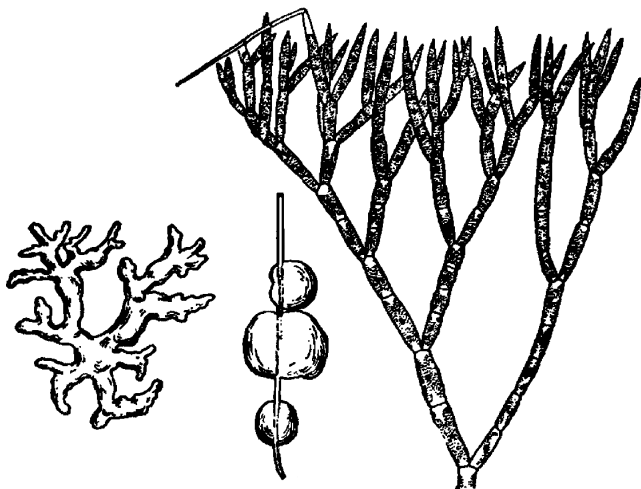


Рис. 35. *Chaetophora* sp. [по: Жизнь..., с. 287]

Characium A. Braun

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Characiaceae. Клетки одиночные, цилиндрической, грушевидной, яйцевидной, сферической или веретеновидной формы; часто изогнутые или асимметричные, прикреплены к субстрату базальной площадкой либо короткой или длинной ножкой до 40 мкм длиной; на противоположном конце — округлые до заостренных, иногда с оттянутой верхушкой. Размеры клеток — 11–45 (> 100) \times 8,5–23 мкм. Клетки с гладкими стенками, одноядерные; хлоропласт в основном одиночный, постенный, лентовидной формы, с одним пиреноидом, но иногда пиреноиды многочисленные (до 8), как правило, с отчетливой крахмальной оболочкой. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами или акинетами. Половое размножение неизвестно. *Characium* обитают

как эпифиты на других водорослях и макрофитах, являются эпилитическими или эпизоическими видами в пресноводных местообитаниях или почве от арктических до тропических широт. Род космополитный. *Characium* отличается от *Pseudocharacium*, имеющего четырехжгутиковые зооспоры. Определение видов проводится на основе размера клеток, их формы, а также по особенностям ножки.

Characiochloris Pascher

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Characiochloridaceae. Клетки одиночные, овальной, эллипсоидной или веретеновидной формы, прикрепленные к субстрату слизистой подушечкой; короткая тонкая ножка присутствует или отсутствует. Базальная часть часто темнеет, насыщаясь железом. Размеры клеток — 12–70(120) × 6–35 мкм; верхний конец имеет широкоокруглую (до остроконечной) форму. Клеточные стенки гладкие, более или менее рельефные, иногда с тонкой слизистой оболочкой и утолщенным верхним концом. Клетки одноядерные, с сократительными вакуолями; хлоропласт постенный ремнеобразный, лопастной или сетевидный, с 1–6 пиреноидами, как правило, с зернами крахмала, иногда с одним глазком. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами, образующимися по 4–128 в спорангиях. Половое размножение неизвестно. *Characiochloris* эпифитный род, обитающий на различных пресноводных водорослях и почве; известен в Европе, Африке и Азии. Отдельные виды, ранее входящие в *Characiochloris*, в настоящее время перенесены в *Chlorangopsis* и *Chlamydomonadopsis*. Определение видов проводится на основе различий в размерах клеток, их форме, числе пиреноидов, а также с учетом особенностей морфологии хлоропластов.

Chlamydocapsa Fott

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Palmellopsidaceae. Встречается как в виде одиночных клеток, так и в виде колоний; таллом шаровидный или аморфный, менее 200 мкм в диаметре, погружен в гиалиновую слизистую оболочку.

Клетки часто тетраэдрической, октаэдрической или иной правильной формы. Vegetативные клетки размером $5-25 \times 7-20$ мкм, овальные, сферические, с парными равными верхушечными жгутиками или без них. Клеточные стенки гладкие и тонкие (рис. 36). Клетки одноядерные, с двумя апикальными сократительными вакуолями. Хлоропласт одиночный, постенный, чашеобразной формы, у большинства видов без глазка; пиреноид один (у *Chlamydocapsa lobata* иногда два), базальный или центральный, сферической или овальной формы, окружен крахмальной оболочкой. Бесполое размножение осуществляется автоспорами или зооспорами и фрагментацией колоний. Половое размножение неизвестно.

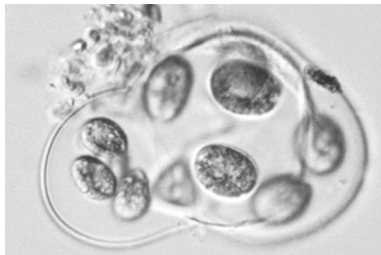


Рис. 36. *Chlamydocapsa* sp.
[по: Protist...]

Chlamydomonas Ehrenberg

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Chlamydomonadaceae. Одноклеточные синевица, как правило, сферической или веретенообразной формы. Каждая клетка обычно с двумя апикальными сократительными вакуолями (они могут отсутствовать или быть многочисленными, в зависимости от вида) и двумя равными передними жгутиками (рис. 37). Хлоропласты одиночные, чрезвычайно изменчивой формы, особенности которой являются важным диагностическим признаком для определения групп видов и видов. Хлоропласты чашевидные (*Euchlamydomonas*, *Chlamydeella*, *Bicocca*, *Pleiochloris*), лентообразные (*Chlorogoniella*), биполярные (*Amphichloris*), H-образные (*Agloë*, *Pseudagloë*), расплывчатые (*Sphaerella*) или даже сильно расчлененные (*Chlamydomonas zebra*). Пиреноиды (от одного до нескольких) расположены по-разному

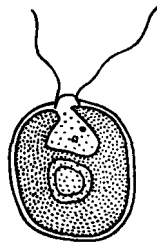


Рис. 37.
Chlamydomonas
atactogama
Korshikov [по:
Жизнь..., с. 63]

(в зависимости от вида): базальные (*Euchlamydomonas*), боковые (*Chlamydella*, *Chlorogoniella*) или центральные (*Agloë*, *Pseudagloë*). Клетки одноядерные, как правило, ядро расположено в центре. Бесполое размножение осуществляется зооспорами. Акинеты могут образовывать утолщение растительной клеточной стенки. Половое размножение изогамное, анизогамное или оогамное; гомоталлическое или гетероталлическое, в зависимости от вида.

***Chlorangiella* De Toni**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Chlorangiellaceae. Талломы одноклеточные или колониальные с верхушечными клетками, закрепленными на неразветвленных или разветвленных слизистых стебельках, которые примерно в 5 раз длиннее клеток. Слоевища развиваются из зооспор, которые прикрепляются апикальным концом, теряют жгутики и образуют стебелек. Клетки с сократительными вакуолями на апикальном конце, с глазком или без него, эллиптической или яйцевидной формы, их размер $5-42 \times 3-19$ мкм. Клетки одноядерные; хлоропласты постенные, одиночные или множественные, лентовидной формы; пиреноид один, но может и отсутствовать. Бесполое размножение осуществляется путем деления вегетативных клеток на 2–4 (8) зооспор. Половое размножение неизвестно. *Chlorangiella* обитает на водорослях или рачках в пресных водах; известны находки в Европе, Северной Америке и Азии в основном в умеренном климате, хотя обнаружены и тропические виды. Виды определяют на основе различий в размерах клеток и их форме, в структуре хлоропластов и форме стебелька.

***Chlorella* Beyerinck [Beijerinck]**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Клетки шарообразные или эллиптические, длиной 2–10 мкм, с толстой оболочкой; одиночные или образующие колонии до 64 клеток, слизь может присутствовать или отсутствовать. Ядро очень мелкое, протопласт гомогенный. Хлоропласт одиночный, постенный, есть пиреноид, окруженный крахмальными зернами. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Самым распространенным видом является *Chlorella vulgaris*,

планктонная водоросль, обитающая в большом количестве в стоячих водоемах, лужах и канавах (рис. 38). Известны примеры симбиоза хлореллы с животными. Виды хлореллы различаются между собой по размеру клеток, форме и размеру хлоропластов и другим признакам. Хлорелла давно признана ценным белковым продуктом и активно культивируется для производства кормов.

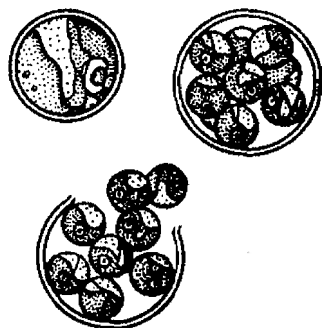


Рис. 38. *Chlorella vulgaris* Beyerinck [Beijerinck] [по: Жизнь..., с. 63]

***Chlorococcum* Meneghini**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Chlorococcaceae. Vegetативные клетки одиночные или образуют временные скопления неопределенной формы. Клетки округлой, шаровидной формы, с гладкими клеточными стенками, различные по размеру, с периферийным отверстием или без него; хлоропласт постенный, с одним или несколькими пиреноидами (рис. 39). Непосредственно перед зооспорогенезом клетки могут быть одно- или многоядерные. Бесполое размножение осуществляется за счет зооспор, апланоспор или изогамет. Подвижные клетки имеют два равных жгутика и остаются овальными некоторое время после прекращения движения (*Chlamydomonas*-тип).

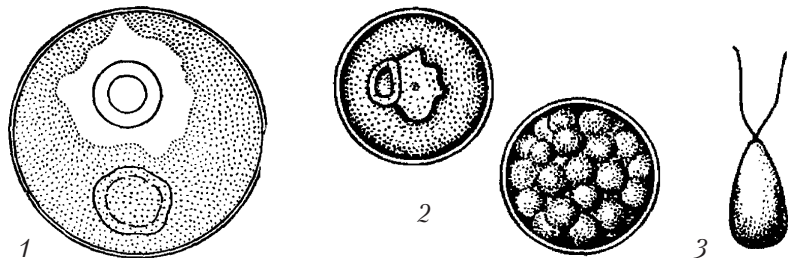


Рис. 39. Отдельная клетка *Chlorococcum* sp. (1), образование зооспор (2) и зооспора *Ch. humicola* (Nägeli) Rabenhorst (3) [по: Жизнь..., с. 34, 63]

Этот свободноживущий род является космополитом, хотя в первую очередь это почвенные водоросли. Сегодня известно, что *Chlorococcum* может обитать в широком диапазоне условий — от горячих источников в Центральной Азии до почв в Антарктиде, т. е. в пресноводной, морской и воздушной среде.

***Chlorogonium* Ehrenberg**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Naematocossaceae. Одноклеточные слоевища, обычно веретенообразные или сильно вытянутые вдоль оси жгутика. Каждая клетка имеет более двух сократительных вакуолей. Жгутика два, длина переднего, как правило, меньше длины клетки. Хлоропласт одиночный, большой, постенный, пластинчатый или спиральный. Пиреноиды, в зависимости от вида, могут присутствовать или отсутствовать. Если пиреноидов несколько, они обычно обрамляют переднюю и заднюю часть центрального ядра. Глазок выпуклый, у большинства видов расположен в передней части клеток, погружен в хлоропласт. Бесполое размножение осуществляется по типу зооспорогенеза. Также известны апланоспоры и акинеты (цисты). Половой процесс изогамный или оогамный.

***Chloromonas* Gobi**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Chlamydomonadaceae. Одноклеточные слоевища, шаровидные, яйцевидные, цилиндрические или веретенообразные. Некоторые виды демонстрируют асимметрию формы клеток. Два жгутика. Хлоропласт одиночный, крупный, чашеобразной или пластинчатой формы. Хлоропласты часто лопастные или перфорированные (*Chloromonas perforata*). Пиреноид отсутствует. У большинства видов глазок заметен (редко отсутствует), расположен в передней части клетки, погружен в хлоропласт. Ядро одно и обычно центральное. Бесполое размножение осуществляется зооспорами. Половой процесс изогамный, анизогамный или оогамный. Четырехжгутиковые апланозиготы могут быть подвижными в течение длительного времени.

Chlorotetraëdron F. J. MacEntee,
H. C. Bold & P. A. Archibald

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Neochloridaceae. Клетки одиночные или в группах, 4–90 мкм шириной, шаровидные, четырехгранные, в культуре приобретают ярко-оранжевый цвет. Клеточная стенка гладкая. Клетки одноядерные, становятся многоядерными во время формирования спор. Хлоропласт один, крупный, сетчатый; пиреноид одиночный и не постенный в молодых клетках; с возрастом хлоропласты становятся многочисленными. Бесполое размножение осуществляется одноядерными апланоспорами или одноядерными двужгутиковыми голыми зооспорами. Два вида рода *Chlorotetraëdron* являются почвенными, другие обитают в виде планктона в эвтрофной пресной воде в умеренных и тропических широтах. Определение видов основано на размерах клеток и морфологии хлоропластов. Род неопределенного систематического положения и требует дополнительного ультраструктурного анализа.

Cladophora Kützinger

Класс Ulvophyceae, порядок Cladophorales, семейство Cladophoraceae. Слоевища в виде однорядно разветвленных нитей с верхушечным и/или интеркалярным ростом. Ветви от разреженных до многочисленных, с веточками, развивающимися в боковом направлении ниже вершины клетки или апикально на клетке (псевдодихотомия). На субстрате из базальных и других клеток в базальной области появляются ветвящиеся ризоиды или формируется базальный диск (рис. 40; ил. 7, 4). Хлоропласты постенные либо плотно упакованные дисковидные и/или объединенные в сеть. Пиреноиды многих хлоропластов двояковыпуклые, с двумя чашевидными крахмальными зернами по бокам. Клетки многоядерные, ядра делятся более или менее синхронно, не затрагивая ядерную мембрану. Полисахаридная клеточная стенка в основном содержит кристаллическую целлюлозу I. Бесполое размножение осуществляется 2- или 4-жгутиковыми зооспорами, некоторые виды размножаются только фрагментацией слоевища. Большинство видов при неблагоприятных условиях формируют

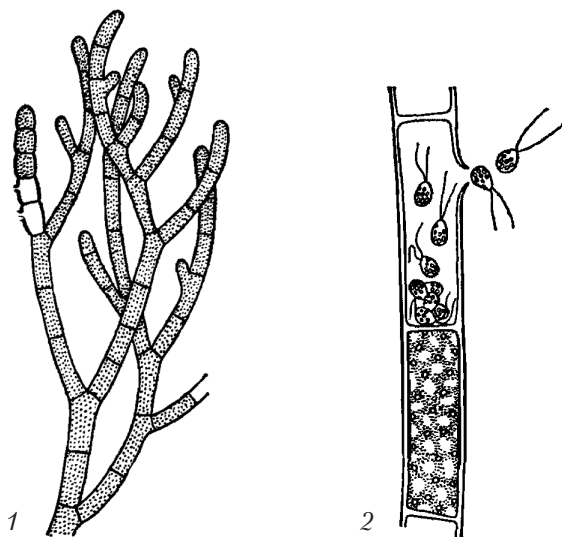


Рис. 40. *Cladophora* sp.: 1 — веточка; 2 — вегетативная клетка и зрелый гаметангий [по: Жизнь..., с. 307]

вздутые, толстостенные, богатые крахмалом акинеты. Половое размножение сопровождается регулярным чередованием поколений, производящих двужгутиковые изогаметы и четырехжгутиковые зооспоры. Обитает в пресных водоемах и морях.

Closteriopsis Lemm.

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Словеница одноклеточные, без слизи. Клетки размером $10-240(530) \times 1-6,5$ мкм, прямые, изогнутые, извилистые, большинство форм с удлинненными и заостренными кончиками. Клетки имеют гладкие стенки, одноядерные; хлоропласт центральный или постенный, лентоподобный или спирально закрученный (рис. 41). Пиреноиды многочисленные (2–14). Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. *Closteriopsis* обитает в планктоне пресных водоемов; является космополитом, также известен ряд эндемичных таксонов, например, *Closteriopsis scolii* с Кубы. *Closteriopsis* выделен из рода *Monoraphidium* в связи с наличием

нескольких пиреноидов и отсутствием слизистой оболочки. Род отличается от рода *Keratococcus*, имеющего одиночный пиреноид в клетке. Определение видов основано на морфологии хлоропласта, размерах клеток и их форме.

Coelastrum Nägeli

Класс Sphaeropleales, порядок Scenedesmaceae, семейство Coelastroideae. Слоевище сформировано 4, 8, 16, 32- или 64(128)-клеточными ценобиями, диаметром около 100 мкм. Они организованы в округлые, пирамидальные или кубовидные свободноплавающие колонии. Клетки, как правило, более или менее плотно расположены, хотя бывают и пустые пространства. Клетки имеют шаровидную, яйцевидную или пирамидальную форму, их длина 2–30 мкм; соединяются специальными бляшками. Клеточные стенки обычно гладкие, но могут быть морщинистыми. Первоначально клетки существуют как одноядерные, но перед митотическим делением становятся многоядерными. Хлоропласт один, постенный, с одним пиреноидом (рис. 42). Бесполое размножение осуществляется путем образования дочерней колонии (ценобия) внутри родительской. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. Представители *Coelastrum* являются планктонными организмами, обитают в пресноводной среде — от арктических до тропических широт, космополиты, часто в изобилии

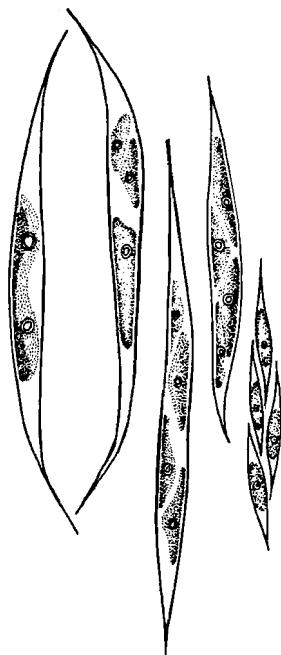


Рис. 41. *Closteriopsis acicularis* (Chodat)
J. H. Belcher & Swale [по:
Царенко, 1990, с. 118]

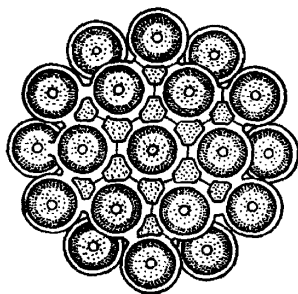


Рис. 42. *Coelastrum* sp. [по:
Жизнь..., с. 34]

присутствует в эвтрофных условиях. Определение видов ведется на основе размера и формы клеток, числа и формы ценобиев и особенностей строения клеточной стенки. Род *Asterarcys* (*Scenedesmaceae*) может быть синонимом *Coelastrum*.

Coenochloris Korshikov

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Radiosocaceae. Слоевище может включать от 2–8 до множества клеток, которые образуют колонии округлой или неправильной формы, слизистые, до 100 мкм в диаметре. Клетки шарообразные, с гладкими стенками, одноядерные; морфология хлоропластов силь-

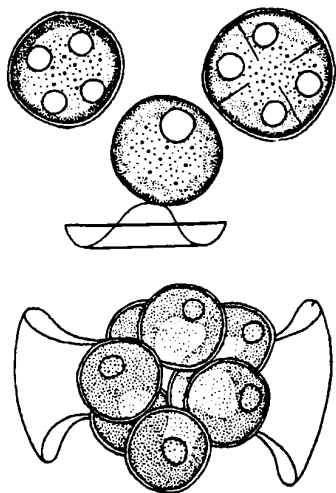


Рис. 43. *Coenochloris piscinalis* Fott [по: Царенко, 1990, с. 88]

но варьирует, они могут быть чашеобразной, лопастной или звездчатой формы; хлоропласт всегда компактный, постенный, одиночный, с одним пиреноидом (рис. 43). Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. *Coenochloris* являются планктонными водорослями. Большинство видов распространено в Европе, но известны находки на Кубе и в Антарктиде. Существуют сложности разграничения *Coenochloris* и *Sphaerocystis*. *Coenochloris* отличается от *Sphaerocystis* наличием остатков клеточной стенки после образования автоспор.

Crucigenia Morren

Класс Trebouxiophyceae, порядок Trebouxiophyceae ordo incertae sedis, семейство Trebouxiophyceae incertae sedis. Слоевища колониальные, образуют 4-клеточные квадратные ценобии диаметром 5,5–16 мкм, иногда разрастающиеся до 16-клеточных сложных

ценобиев. Колонии плоские, пластинчатые, погружены в бесструктурную студенистую оболочку. Клетки овальной, полулунной или треугольной формы, размером $1,8-12 \times 5-15$ мкм, плотно прижаты друг к другу, образуют пустое пространство в центре. Клеточные стенки гладкие. Клетки одноядерные; хлоропласт один, постенный, чашеобразный, с пиреноидом или без него (рис. 44). Бесполое размножение автоспорами. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. Представители рода

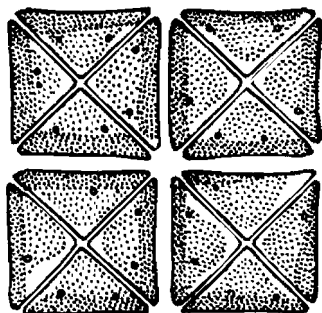


Рис. 44. *Crucigenia tetrapedia* (Kirchner) Kuntze
[по: Жизнь..., с. 280]

Crucigenia обитают в виде планктона в пресноводных экосистемах, включая реки и озера, в различных, в основном в эвтрофных, условиях; род, по сути, является космополитным, за исключением полярных и приполярных областей. При определении видов учитываются особенности формы клеток и наличие или отсутствие пиреноида. Род морфологически сходен с *Crucigeniella* и *Tetrastrum*.

***Crucigeniella* Lemm.**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Колониальные водоросли, образуют 4-клеточные, в основном ромбовидные, ценобии, а также более крупные колонии, объединяющие до 16 клеток, которые встраиваются в бесструктурные слизистые оболочки. Клетки овальной, цилиндрической или полулунной формы, размером $4-15 \times 2-7,5$ мкм, слегка или заметно асимметричные, реже — неправильной формы. Клеточная стенка гладкая, часто с утолщениями на концах или в местах контакта с другими клетками; остатки стенок спорангиев обычно видны в колонии. Клетки одноядерные; хлоропласт один, постенный, чашеобразный, с пиреноидом или без него. Бесполое размножение происходит за счет автоспор. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны.

Desmatractum West & G. S. West

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Treubariaceae. Одноклеточные микроскопические водоросли с шаровидными или овальными протопластами, заключенными в веретеновидные, продолговатые и экваториально-двухсторонние клеточные оболочки. Общий размер клетки — $17-134 \times 3-18$ мкм. Клеточные оболочки с сужением или без него, с 1–3 поперечными ребрами и 4–20 продольными гребнями. Клетки одноклеточные, с одним или двумя постенными чашеобразными хлоропластами и 1–2 пиреноидами. Процесс размножения был описан только у двух видов. Бесполое размножение осуществляется овальными двужгутиковыми зооспорами. Неосвободившиеся зооспоры могут стать апланоспорами. Половое размножение неизвестно. Виды *Desmatractum* обитают в планктоне или псевдоперифитоне пресных водоемов. Космополитный род, некоторые виды широко распространены, другие крайне редкие. Обнаруживаются в озерах или олиготрофных и мезотрофных болотах, в широком диапазоне pH (3,5–8,5). Один из видов образует цитоплазматический эндосимбиоз с бактериями. Определение видов проводится по размерам клеток, их количеству и морфологии ребер клеточной оболочки.

Desmococcus F. Brand

Класс Trebouxiophyceae, порядок Prasiolales, семейство Prasiolaceae. Растения состоят из шаровидных клеток, многократно делящихся в трех направлениях и образующих правильные пакетобразные шестигранные группы, а иногда — короткие однорядные

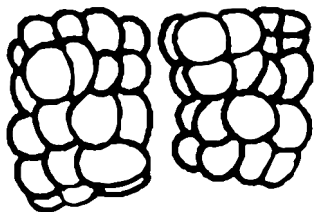


Рис. 45. *Desmococcus vulgaris* F. Brand [по: Определитель пресноводных...]

нити. Клетки одноклеточные, каждая с одним постенным хлоропластом и пиреноидом (рис. 45). Бесполое размножение осуществляется апланоспорами. Половое размножение неизвестно. *Desmococcus* — космополитный род, заселяющий субэаральные поверхности, образующий зеленые налеты на поверхностях стен, камней и коре деревьев, особенно в затененных и загрязненных местообитаниях, где мало

лишайников. Растет на северной стороне стволов деревьев, указывая направление на север. Способен переносить полное высыхание. Вероятно, являются наиболее распространенными водорослями, формирующими так называемые «протоплеурококкоидные» группы.

***Desmodesmus* (Chodat)**

S. S. An, T. Friedl & E. Hegewald
(см. *Scenedesmus* Meyen, с. 109)

***Diacanthos* Korshikov**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Клетки одиночные, овальной или эллипсоидной формы, размером $(5)8-10 \times (3,3)4,5-5,5$ мкм, без слизистой оболочки. Верхушки клеток имеют по одному прямому выросту до 55 мкм длиной, широкому у основания и постепенно утончающемуся к верхушке (рис. 46). Хлоропласт одиночный, парietальный, чашевидный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется с помощью автоспор. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны.



Рис. 46. *Diacanthos beleenophorus* Korshikov [по: Жизнь..., с. 278]

***Dictyosphaerium* Nägeli**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Слоевища формируют свободноплавающие шаровидные колонии неправильной формы, включающие 4–64 клетки, погруженные в общую оболочку, 10–100 мкм в диаметре. Клетки расположены перпендикулярно к поверхности колонии, прикреплены к концам тонких тяжей, выходящих из центра колонии и ветвящихся дихотомически или тетраотомически. Клетки шарообразной, овальной, округлой или цилиндрической формы, длиной 1–10 мкм (рис. 47). Клеточные стенки обычно гладкие (лишь у одного вида шероховатые); иглы отсутствуют. Клетки

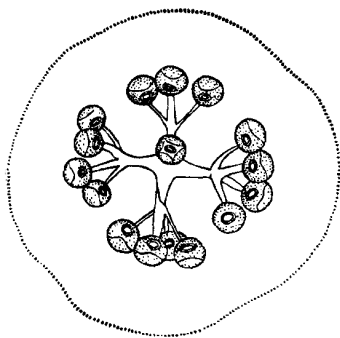


Рис. 47. *Dictyosphaerium pulchellum* Н. С. Wood.
[по: Жизнь..., с. 280]

однойдерные; хлоропласт постенный, чашеобразный, в вегетативных клетках, как правило, один, в зрелых или делящихся клетках — часто два; пиреноид один. Бесполое размножение происходит посредством автоспор. *Dictyosphaerium* занимает разнообразные пресноводные и почвенные местообитания, вероятно, космополит. В водоемах и прудах, богатых органикой, может вызывать цветение воды.

***Didymocystis* Korshikov**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Слоевища собраны в колонии, образуют двухклеточные ценобии, погруженные в слизистый матрикс. Клетки яйцевидные, размером $5,4\text{--}13 \times 2,4\text{--}6$ мкм. Клеточная стенка включает целлюлозные волокна, иногда покрыта гранулами. Клетки однойдерные; хлоропласт один, постенный, без пиреноида. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. *Didymocystis* обитает в виде планктона в пресноводных прудах и озерах; широко распространен в Европе, встречается в США и Азии.

***Didymogenes* Schmidle**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Слоевища образуют колонии, состоящие из 2-, 4-, 16-клеточных ценобий, слизь развита слабо. Клетки в ценобии, лежащие почти параллельно-накрест, присоединены центрами. Клетки сигмовидной формы, размером $4\text{--}18 \times 1,2\text{--}5$ мкм, с щетинками до 40 мкм длиной или без щетинок. Клеточные стенки гладкие или с гранулами. Клетки однойдерные; хлоропласт одиночный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение и жгутиковые стадии

неизвестны. *Didymogenes* обитает в виде планктона в эвтрофных пресных водах; встречается в Европе, Азии (Тайвань), Австралии и США.

Draparnaldia Bory

Класс Chlorophyceae, порядок Chaetophorales, семейство Chaetophoraceae. Растения, погруженные в мягкую слизистую оболочку, состоят из торчащих, ветвистых однорядных нитей. Главные осевые нити образованы большими бочкообразными, цилиндрическими или прямоугольными клетками, базально прикрепленными ризоидами к субстрату. Клетки главных осей содержат крупные одиночные постенные хлоропласты ленточной или сетчатой формы, с несколькими пиреноидами. Сбоку на главных осевых нитях появляются пучки вторичных ветвей с интеркалярными клетками, содержащими одиночный пластинчатый хлоропласт и охватывающими почти всю клеточную стенку. Конечные клетки заостренные, могут заканчиваться длинными многоклеточными волосками. Вторичные ветви многочисленные, каждая клетка несет постенный хлоропласт с 1–3 пиреноидами (рис. 48). Клетки одноклеточные. Половые клетки образуются на вторичных веточках. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами и толстостенными апланоспорами. Половое размножение осуществляется по изогамному типу с помощью четырехжгутиковых гамет. *Draparnaldia*, вероятно, является космополитным родом, произрастает на различных поверхностях в широком диапазоне пресноводных сред обитания. Определение видов проводится на основании размера и формы клеток, формы боковых ветвей, хлоропластов, формы и наличия или отсутствия щетинок. Род проявляет значительную морфологическую пластичность в ответ на изменения условий среды обитания.

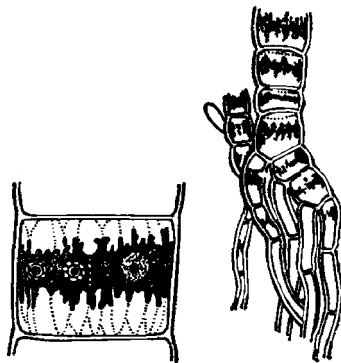


Рис. 48. *Draparnaldia* sp.
[по: Жизнь..., с. 287]

Elakatothrix Wille

Класс Klebsormidiophyceae, порядок Klebsormidiales, семейство Elakatotrichaceae. Клетки одиночные или колониальные, внедрены в слизистый матрикс. Колонии неопределенной формы, которая звисит от положения (бок о бок, и/или в ряд, или в случайном порядке) или количества клеток. Клеточная мембрана тонкая, гиалиновая, окружена слизистой слоистой оболочкой различной толщины. Клетки веретеновидные, цилиндрические, овальные или эллиптические, с закругленными или острыми верхушками (рис. 49). Хлоропласт одиночный, постенный, пластинчатой, чаше- или поясообразной формы, прямой или спиральный, как правило, с одним или двумя пиреноидами. Бесполое размножение известно только при помощи апланоспор. Размножение клеток осуществляется путем деления вегетативных клеток. Половое размножение неизвестно. *Elakatothrix* широко распространены как планктонные водоросли в пресной воде; молодые особи могут быть эпифитными.



Рис. 49. *Elakatothrix gelatinosa* Wille
[по: Жизнь..., с. 280]

Enteromorpha Link

Класс Ulvophyceae, порядок Ulvales, семейство Ulvaceae. Таллом трубчатый, частично ветвящийся, первоначально прикрепленный, позднее свободноплавающий, однослойный. Клетки округло-угловатые, толстостенные. Хлоропласт пластинчатый, с одним пиреноидом. Половой процесс — изогамия.

Eremosphaera De Bary

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Слоевище иногда колониальное, клетки собраны

в группы (по 2–4) или в основном одиночные, шаровидной или округлой формы, иногда погружены в слизистый матрикс. Клетки размером $23\text{--}130 \times 20\text{--}120$ мкм, с целлюлозными клеточными стенками. Большинство видов имеет полярные утолщения; один из видов, *Eremosphaera oocystoides*, отличается многочисленными радиальными иглами (спикулами). Клетки имеют большую центральную вакуоль, пронизанную радиальными нитями цитоплазмы, которые соединяют центральное ядро с периферией (рис. 50). В цитоплазме часто наблюдаются многочисленные гранулы и капли масла. Ядро одно, главным образом центральное, диаметром 5–31 мкм, несет до пяти ядрышек. Хлоропласты многочисленные, дисковидные или удлинённые, постенные, каждый хлоропласт с 1–3 пиреноидами, часто окруженными крахмальными зёрнами. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение известно только для *Eremosphaera viridis*.

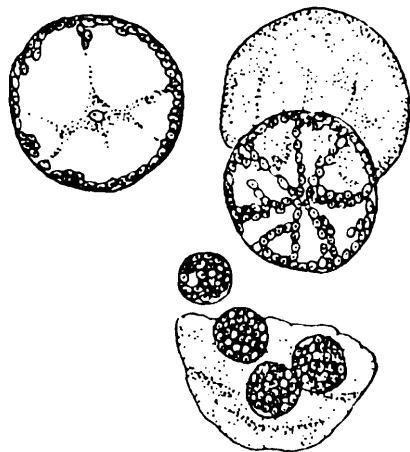


Рис. 50. *Eremosphaera viridis* De Bary
[по: Определитель низших..., с. 202]

***Eudorina* Ehrenberg**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Volvocaceae. Колонии яйцевидные, овальные или цилиндрические, содержат 16 или 32 клетки, расположенные в радиальном

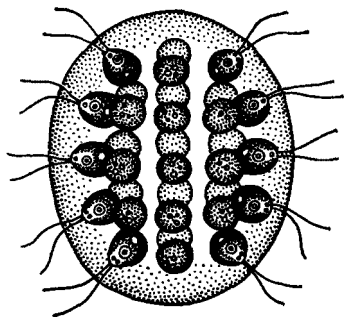


Рис. 51. *Eudorina elegans*
Ehrenberg [по: Жизнь...,
с. 272]

направлении на периферии желатинового матрикса, образуют полую сферу. Матрикс может иметь отдельные оболочки (в зависимости от вида). Клетки яйцевидные или шаровидные, каждая с двумя равными жгутиками, с двумя сократительными вакуолями и массивным чашеобразным хлоропластом, с одним базальным или несколькими пиреноидами (рис. 51). Бесполое размножение осуществляется путем формирования автоколоний, половое размножение — в виде анизога-

мии. Обитают в пресных непроточных водоемах и в планктоне озер.

Franceia Lemmermann

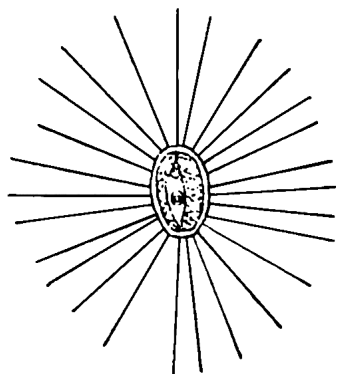


Рис. 52. *Franceia ovalis*
(Francé) Lemmermann
[по: Определитель низших...,
с. 209]

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки, как правило, одиночные, с тонкой, часто нечеткой слизистой оболочкой; редко можно встретить в группах (по 2–4) в пределах временно разросшейся материнской клеточной стенки. Клетки овальные или эллиптические, размером $2-19 \times 3,5-15$ мкм, с несколькими (6–30) иглами разной длины (до 75 мкм), распределяющимися по всей поверхности клетки. В молодых клетках один хлоропласт, в старых — несколько; хлоропласт постенный, с одним, часто нечетким пиреноидом

(рис. 52). Бесполое размножение осуществляется 2–4–8 автоспорами. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. Виды *Franceia* имеют широкое распространение в качестве пресноводного планктона.

Gloeomonas Klebs

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Chlamydomonadaceae. Слоевище большое, одноклеточное, шаровидной или яйцевидной формы. Жгутика два, передний жгутик расположен на некотором расстоянии от другого. Хлоропласты многочисленные. Пиреноид отсутствует. Глазок обычно присутствует. Две передние сократительные вакуоли расположены между основаниями жгутиков. Бесполое размножение осуществляется зооспорами. Половое размножение (гетерогамия) известно только для *Gloeomonas tecta*.

Golenkinia Chodat

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Neochloridaceae. Одноклеточные одиночные водоросли с округлыми клетками диаметром 10–18 мкм, с многочисленными тонкими иглами длиной 6–65 мкм. Иногда образуют псевдоколонии из-за переплетения игл. Тонкая слизистая оболочка окружает клетку и основание игл. Клеточные стенки гладкие. Клетки одноядерные, содержат единственный чашевидный постенный хлоропласт с одним пиреноидом в крахмальной оболочке (рис. 53). Бесполое размножение осуществляется при помощи жгутиковых зооспор и апланоспор. Половое размножение неизвестно. *Golenkinia* обитает в планктоне в пресных водах; один вид является космополитом.

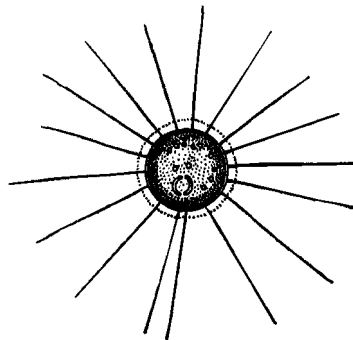


Рис. 53. *Golenkinia radiata* Chodat [по: Жизнь..., с. 278]

Golenkiniopsis Korshikov

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Клетки одиночные, овальные, шаровидные. Оболочка гладкая, несет тонкие или слегка утолщенные в основании

щетинок. Хлоропласт одиночный постенный, с одним пиреноидом, покрытым крахмальной оболочкой. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половой процесс оогамный. Род схож с родом *Micractinium*, образующим колонии, и *Golenkinia*, имеющим отчетливую крахмальную оболочку вокруг пиреноида. Обитает в стоячих пресноводных водоемах.

Gonium O. F. Müller

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Goniaceae. Колонии плоские, состоящие из 4, 8, 16 или 32 клеток, расположенных в один слой в виде диска и ориентированных в том же направлении. Клетки от яйцевидных до угловых, каждая с двумя равными жгутиками, глазком, двумя сократительными вакуолями у основания жгутиков и массивным чашеобразным хлоропластом с одним или несколькими пиреноидами (рис. 54; ил. 8, 1). Каждый протопласт покрыт слизистой оболочкой, клетки прикрепляются

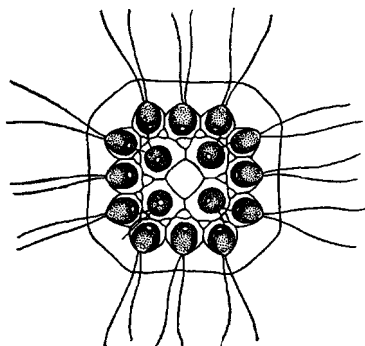


Рис. 54. *Gonium pectorale*
O. F. Müller [по: Жизнь..., с. 272]

друг к другу посредством объединения слизистых оболочек, образуя колонию. Бесполое размножение происходит путем формирования дочерних колоний, при этом каждая клетка колонии делится последовательно, формируя дочернюю колонию. Половое размножение осуществляется по изогамному типу, с помощью апланозигот. Обитает в стоячих водоемах с жесткой водой и высоким содержанием азота.

Granulocystis Hindák

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки одиночные или образуют 2–4–8-клеточные колонии, заключены в оболочку материнской клетки или в бесструктурный слизистый матрикс, 60 мкм в диаметре. Клетки овальные, веретенообразные или цилиндрические, размером

5,5–16,5 × 2,5–11,2 мкм. Клеточная стенка имеет гранулы или иглы по всей поверхности. Хлоропласт одиночный постенный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. *Granulocystis* обитает в планктоне или бентосе, известен в пресных водоемах Чехии, Словакии, Венгрии, Украины и Индии. *Granulocystis* похож на *Granulocystopsis* Hindák, имеющий грануляцию на поверхности клеток только на полюсах и в экваториальной области.

***Granulocystopsis* Hindák**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Талломы собраны в 2–4–8-клеточные колонии, до 50 мкм, погруженные в разросшуюся спорангиальную клеточную оболочку. Клетки размером 4,5–19 × 1,6–9 мкм, овальные, с усеченными концами или без них, с видимым полярным кольцом грануляции, иногда с утолщениями полярного и экваториального кольца. Клетки одноядерные; в молодых клетках хлоропласт одиночный постенный, в старых — более одного (до 4), каждый хлоропласт с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. *Granulocystopsis* обитает в виде планктона в пресных водах, распространен в Европе, Кот-д'Ивуар и Перу. Род схож с *Granulocystis* и *Oocystis*. Определение видов проводится по размерам клеток, форме гранул и особенностям их расположения.

***Haematococcus* Flotow**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Haematococcaceae. Одноклеточные, двужгутиковые, одноядерные водоросли с клетками, окруженными яйцевидной, эллипсоидной, эллипсоидно-цилиндрической или почти шаровидной клеточной оболочкой. Основная часть протопласта расположена на некотором расстоянии от клеточной стенки, с которой она соединяется простыми или разветвленными тонкими цитоплазматическими нитями. Протопласт яйцевидной или эллипсоидной формы, в передней части расширяющийся, из него выходят два жгутика и проникают через клеточную стенку (рис. 55). Хлоропласты в основном имеют

форму чашечки, в некоторых случаях — трубчатые и перфорированные, с 1–2 (до нескольких) пиреноидами и большим глазком. Ядро обычно центральное, его видно в просветы хлоропластов. Как правило, много сократительных вакуолей. Хлоропласт и другие цитоплазматические структуры часто (особенно в старых клетках) трудноразличимы из-за значительного накопления гематохрома. Гематохром или астаксантин также в изобилии содержится в апланоспорах. Бесполое размножение осуществляется путем деления вегетативных клеток на 4–8 зооспор. Вегетативные клетки часто развиваются в толстостенные апланоспоры, продуцирующие 4, 8 или 16 зооспор. Половое размножение осуществляется по изогамному типу.

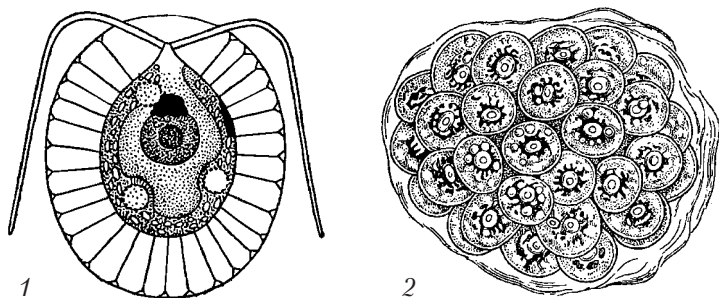


Рис. 55. *Haematococcus pluvialis* Flotow: 1 — вегетативная клетка; 2 — апланоспоры [по: Определитель низших..., с. 167]

Hydrodictyon Roth

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Hydrodictyaceae. Слоевища ценобиальные, макроскопические, в основном 20(–40) см в длину; зрелые состоят из цилиндрических или широкояйцевидных клеток, до 1 см в длину, во взрослом состоянии соединяются на концах, образуя цилиндрическую сетку в виде полого мешка, закрытую на полюсах (рис. 56). В сети отдельные ячейки состоят из 3–9 (в основном 6) клеток, число клеток является специфичным для вида. Клетки многоядерные; хлоропласт постенный, образует сеть вокруг большой центральной вакуоли; пиреноиды многочисленные. Ядра обычно рассеяно расположенные. Бесполое размножение у большинства

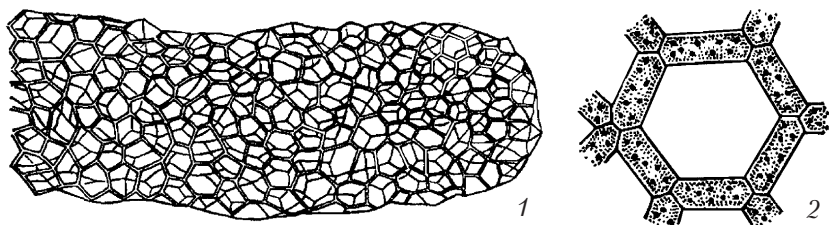


Рис. 56. Часть ценобия *Hydrodictyon reticulatum* (Linnaeus) Bory при малом (1) и большом (2) увеличении [по: Жизнь..., с. 279]

видов осуществляется за счет формирования настоящих автоспор. Половое размножение подробно изучено для *Hydrodictyon reticulatum*. Гаметы изогамные, одноядерные и двухгугиновые, с апикальной крышкой. Гаметы внешне похожи на зооспоры, но отличаются по размеру (обычно меньше) и по отсутствию параллельных микротрубочек в плазмалемме. *Hydrodictyon* является планктонным родом, обитающим в озерах и медленно текущих водотоках, в основном в жесткой воде. Встречается от умеренного до тропического пояса; на всех континентах, кроме Антарктиды. Ультраструктура зооспор показывает сходство с родом *Tetraëdron* и другими родами семейства. Определение видов ведется на основе различий в морфологии сетей, размера и расположения клеток. Некоторые исследователи относят семейство *Hydrodictyaceae* к порядку *Protosiphonales*.

***Kirchneriella* Schmidle**

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Selenastraceae. Слоевища микроскопические колониальные, включают от 2–4–8 до 64 клеток, расположенных в однородной слизистой оболочке. Клетки цилиндрические, полулунные, серповидные, веретеновидные, скрученные или спирально закрученные, размером $3\text{--}40 \times 1\text{--}7$ мкм, с гладкими стенками (рис. 57). Клетки одноядерные; хлоропласт одиночный постенный, с 1–4 пиреноидами. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Жгугиновые стадии и половое размножение неизвестны. *Kirchneriella* обитает в виде планктона или в литоральной зоне пресных водоемов; практически космополитный род в тропических

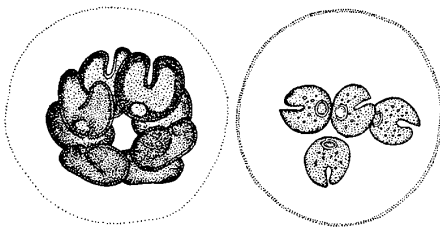


Рис. 57. Колония *Kirchneriella obesa* (West) West & G. S. West [по: Царенко, с. 126]

и умеренных областях. Представители рода отличаются от представителей рода *Ankistrodesmus* с единичными автоспорами и рода *Fusola*, имеющего разные по форме хлоропласты. Определение видов проводится на основе размера и формы клеток.

***Koliella* Hindák**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Prasiolales, семейство Koliellaceae. Клетки обычно одиночные, веретенообразные, нитевидные или (сильно) удлинённые, прямые или изогнутые, с тупыми или закруглёнными концами или постепенно сужающиеся и образующие (очень) длинные щетинковидные кончики. После деления клетки обычно остаются одиночными, иногда объединяются в короткие нитчатые структуры, при этом каждая клетка постепенно приобретает удлинённую форму. Клеточная мембрана тонкая, гиалиновая, без слизи. Хлоропласт один, постенный, с пиреноидом или без него; в протопласте видны капельки масла. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами. Вегетативное размножение клеток происходит путем деления. Половое размножение возможно по оогамному типу. *Koliella* широко встречается в пресной воде; планктонные или перифитонные формы обитают в стоячей воде, эпилитные формы — на подводных камнях, криобионтные формы — в снегу и на льду.

***Korshikoviella* P. C. Silva**

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Characiaceae. Одиночные клетки, иногда встречаются группами на животных-хозяевах. Клетки прямые или изогнутые, сужающиеся в игольчатый придаток на верхушке; также сужаются к противоположному концу, где располагается развоенный орган прикрепления. Клетки вытянутые, размером $25\text{--}480 \times 3\text{--}23$ мкм,

с гладкими стенками ячеек. Клетки одноядерные; хлоропласт постенный, лентовидный, одиночный, с одним пиреноидом; во время спороношения образуется нескольких хлоропластов и пиреноидов. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами, до 64 на спорангий. Половое размножение описано только для *Korshikoviella gracilipes*. *Korshikoviella* в основном обитает на планктонных животных в пресной воде, иногда в виде планктона; известны находки в Европе, Северной Америке, Азии и Африке, хотя несколько видов распространены только в Европе. Некоторыми авторами данный род включен в *Characium*. Виды определяют на основе различий в размере и форме клеток.

Lagerheimia Chodat

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки, как правило, одиночные, но могут встречаться и группами по 2–8 в разросшейся оболочке материнской клетки; округлые, шаровидные, цилиндрические, лимоновидные. Слизь и щетинки слабо выражены (рис. 58). Клеточная оболочка гладкая. У молодых клеток хлоропласт одиночный постенный, у старых развивается до 4–8 хлоропластов. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. *Lagerheimia* распространена как планктонный и бентосный вид в пресноводных стоячих водоемах.

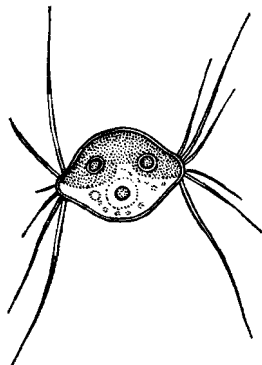


Рис. 58. *Lagerheimia citrifomis* (J. W. Snow) Collins [по: Жизнь..., с. 278]

Micractinium Fresenius

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Клетки, от 4 до многих, собраны в колонии правильной многогранной формы. Клетки овальные, шаровидные, яйцевидные, несут 1–8 (18 и более) игловидных щетинок; иногда погруженные в слизь (рис. 59). Хлоропласт одиночный, постенный, чашеобразный, с 1 пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется

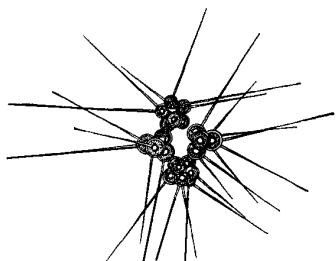


Рис. 59. Колония *Micractinium pusillum* Fresenius
[по: Жизнь..., с. 280]

автоспорами. Половой процесс оогамный. Обитает в планктоне озер и рек.

Microspora Thuret

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Microsporaceae. Неразветвленные нитчатые зеленые водоросли. Клетки цилиндрические, бочкообразные или луковицеобразные, оболочка тонкая или утолщенная; хлоропласт

одиночный, сетчатый, заполняет клетку, без пиреноида. Главным диагностическим признаком является наличие *H*-образных секций, на которые распадается клеточная оболочка (аналогичные характерны для рода *Tribonema*) и которые обычно можно увидеть при тщательной фокусировке микроскопа и хорошем освещении, особенно на концах нитей (рис. 60). Для нитей *Microspora* также характерно наличие затемненных коричневых поперечных полос между соседними клетками. Широко распространены в пресных водоемах по всему земному шару. Часто обитают в кислых водах, нередко — среди мхов или другой растительности.

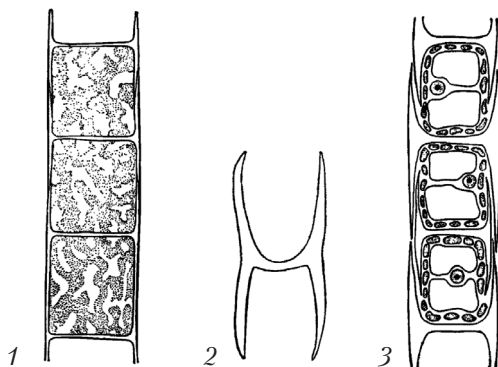


Рис. 60. Строение микроспоры (*Microspora* sp.):

1 — клетки нити с поверхности; 2 — *H*-образный участок оболочки; 3 — часть нити на продольном срезе [по: Жизнь..., с. 283]

Microthamnion Nägeli

Класс Trebouxiophyceae, порядок Microthamniales, семейство Microthamniaceae. Нитчатые прямостоячие разветвленные водоросли, состоящие из однорядных нитей, заканчивающихся притупленными клетками (рис. 61). Клетки одноклеточные, с поперечным хлоропластом, без пиреноида. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами. В спорангии образуется от 2 до 32 зооспор, через разрыв стенки зооспорангия попадающих наружу. Наличие процесса полового размножения и образования акинет и апланоспор требует подтверждения. Для рода характерна высокая степень морфологической пластичности, в связи с чем требуется дополнительное таксономическое изучение. Ультраструктура зооспор *Microthamnion* имеет черты сходства с такими родами, как *Pleurastrum*, *Tetraselmis* и *Friedaea*. Очень широко распространенный род. *Microthamnion* обычен в проточных, незагрязненных пресных водах.



Рис. 61. *Microthamnion kuetzingianum* Nägeli ex Kützing [по: Определитель низших..., с. 229]

Monoraphidium

Komárková-Legnerová

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Selenastraceae. Одноклеточные растения, слизистый матрикс не развит. Клетки размером $2-182 \times 1-8$ мкм, прямые, полулунные, сигмовидные или спирально закрученные, часто с удлинненными кончиками. Клеточные стенки гладкие. Клетки одноклеточные; хлоропласт один, поперечный, без пиреноида или со сложными пиреноидами, без глазка (рис. 62). Бесполое размножение



Рис. 62. *Monoraphidium komarkovae* Nygaard [по: Царенко, с. 123]

осуществляется автоспорами. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. *Monoraphidium* являются планктонными и прикрепленными формами в пресных водоемах или на почве; встречаются в Европе, Азии, Северной Америке.

Neochloris Starr

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Neochloridaceae. Одноклеточная водоросль, клетки одно-, много-ядерные, с парietальным хлоропластом, с одним или несколькими пиреноидами. Зооспоры округляются немедленно после освобождения. Обитает в пресноводных водоемах и на почве.

Nephrochlamys Korshikov

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки одиночные или в 4-клеточных колониях в пределах материнской клеточной оболочки. Слизистый матрикс отсутствует. Клетки в виде полумесяца, слегка скрученные, с закругленными или слегка заостренными кончиками, размером $3,5-10-(12) \times 1-4$ мкм; колонии $11-20$ мкм в длину. Клетки одноядерные, с одиночным постенным хлоропластом без пиреноида (рис. 63). Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. Отличается от близкого рода *Nephrocytium* в основном отсутствием пиреноида, от рода *Juranyiella* — отсутствием грануляции клеточной стенки. *Nephrochlamys* является планктонным родом, широко распространенным в пресных водах в Европе, Японии, Северной и Центральной Америке.

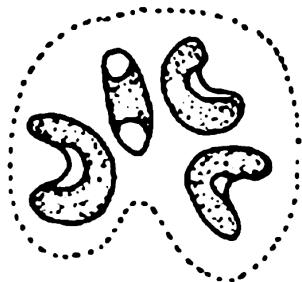


Рис. 63. Колония
Nephrochlamys sp.
[по: Царенко, с. 113]

Nephrocytium Nägeli

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки в 4–8–16-клеточных колониях внутри

заметно разросшейся материнской клеточной стенки, погружены в гиалиновую слизь. Клетки веретенообразной, овальной или цилиндрической формы, с округлыми или широко закругленными кончиками, размером $6-38 \times 2-14$ мкм. Клеточная стенка гладкая. Хлоропласт одиночный, постенный, с одним пиреноидом (рис. 64). Бесполое размножение происходит путем формирования (2) 4–8 автоспор. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. *Nephrocytium* является планктонным родом, вероятно, космополит, обитающий в пресноводных средах.

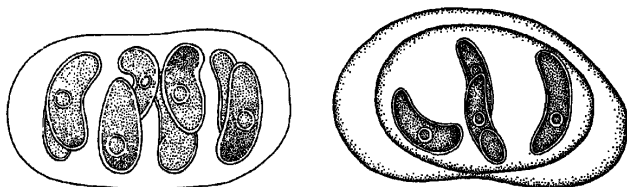


Рис. 64. *Nephrocytium agardhianum* Nägeli [по: Царенко, с. 113]

Oedogonium Link ex Hirn

Класс Chlorophyceae, порядок, Oedogoniales, семейство Oedogoniaceae. Неразветвленные однорядные нити, прикрепленные к субстрату базальными клетками; иногда свободно плавающие. Vegetативные клетки обычно одинаковые по размеру и форме в пределах вида, в основном цилиндрической формы; все клетки в нити, как правило, способны к делению (рис. 65; ил. 6, 1). Формы базальных и верхних клеток часто отличаются. Vegetативные клетки одноядерные, сильно вакуолизированные, с большим сетчатым постенным хлоропластом, содержащим от одного до (обычно) нескольких пиреноидов. Матрикс пиреноида пронизан многочисленными разветвленными цитоплазматическими каналами. Бесполое размножение осуществляется при помощи фрагментации нитей, зооспорами, апланоспорами и акинетами. Зооспоры образуются однократно в зооспорангиях,

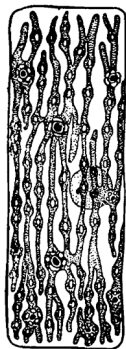


Рис. 65. Клетка *Oedogonium* sp.
[по: Жизнь...,
с. 292]

развивающихся непосредственно из вегетативных клеток. Каждая зооспора имеет небольшую гиалиновую переднюю область, у основания которой расположено кольцо из многочисленных жгутиков (около 150). При выходе из зооспорангия каждая зооспора окутана тонким прозрачным пузырьком. После освобождения от пузырька следует короткий период движения, затем зооспора прикрепляется к субстрату, теряет жгутики и начинает делиться с образованием новой нити. Половое размножение проходит по изогамному типу.

Oocystidium Korshikov

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки одиночные или находятся в 2–4-клеточных колониях, погруженных в бесцветную слизистую оболочку, часто содержащую остатки разорванных стенок материнских клеток. Клетки широкоовальные, размером $9,7-19 \times 6,5-14$ мкм; слизистая оболочка до 57 мкм в диаметре. Клеточная стенка толстая и гладкая, без утолщений. Хлоропласт (1 или 2) постенный, с пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется путем образования 2(4) автоспор. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. *Oocystidium* обитает в виде планктона в пресных водах, распространен в Аргентине, Чехии, Словакии, Венгрии, Румынии и Украине.

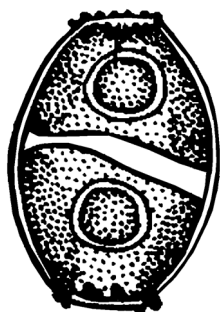


Рис. 66. *Oocystis pseudocoronata*
Korshikov

[по: Жизнь..., с. 48]

Oocystis Nägeli ex A. Braun

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки одиночные или в 2–4–8–(?16)-клеточных колониях, в тонкой гиалиновой или слизистой оболочке внутри разросшейся стенки материнской клетки. Колонии овальные, округлые, до 77 мкм в диаметре. Клетки веретеновидные, округлые, овальные, почти шаровидные, размером $7-46 \times 12$ мкм. Клеточная стенка гладкая, иногда с полярными утолщениями (рис. 66). Хлоропласты (один или несколько) постенные, чаше- или дискообразные, без пиреноида. Бесполое

размножение происходит путем формирования 2–4–8(16) автоспор. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. *Oocystis* обитает в форме планктона, преимущественно в пресных водоемах; космополит.

Oonephris Fott

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки одиночные или в 2–4–8–(несколько)-клеточных колониях в разросшейся материнской клеточной стенке, часто с остатками материнских клеточных стенок предыдущих поколений. Клетки овальные, округлые или слегка почковидные, размером $11\text{--}58 \times 7\text{--}48$ мкм. Клеточная стенка толстая, иногда расслаивающаяся, гладкая, с белыми утолщениями или без них. Хлоропласт в молодых клетках звездчатый, с центральным пиреноидом, позже становится сетчатым, иногда с большим числом пиреноидов. Бесполое размножение происходит путем формирования 2–4–8(16) автоспор. Половое размножение и жгутиковые стадии неизвестны. *Oonephris* обитает в бентосе и перифитоне, вероятно, является космополитом.

Palmella Lyngbye

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Palmellaceae. Слоевища колониальные, образуют колонии от микроскопических до макроскопических, от шаровидных до бесформенных; колонии желеобразные, зеленого или кирпично-красного цвета, прикреплены к субстрату. Клетки от сферических до широкоэллипсоидальных, размером $11\text{--}18 \times 8\text{--}16$ мкм; одноядерные. Хлоропласт одиночный, постенный, чашеобразный, с одним пиреноидом (рис. 67). Рост колоний происходит в результате бесполого размножения путем деления содержимого клетки на 4, 8 или 16 двужгутиковых зооспор. Вегетативные клетки также

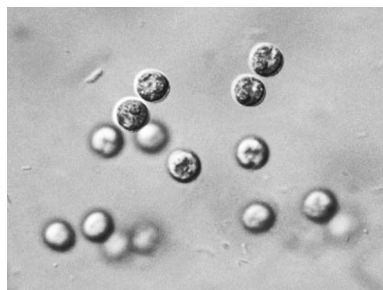


Рис. 67. *Palmella* sp.
[по: Protisti...]

могут непосредственно трансформироваться в зооспоры, известны акинеты. Половое размножение происходит по изогамному типу с 32 или 64 двужгутиковыми гаметами, образованными из одного протопласта. *Palmella* обитает в пресных водах, прикрепляется к субстрату; известны находки из Европы и Северной Америки. Род неопределенной номенклатуры и таксономического статуса. Изначально к данному роду относилось более 100 видов, большинство из которых были перенесены в другие рода.

Pandorina Bory

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Volvocaceae. Колонии яйцевидные или округлые, содержат 16 или 32 клетки, расположенные радиально в желатиновом матриксе. Клетки яйцевидной или шаровидной формы, каждая с двумя равными жгутиками, обращенными наружу колонии. Клетки имеют глазок, две сократительные вакуоли в основании и массивный чашеобразный хлоропласт с одним или несколькими базальными пиреноидами (рис. 68; ил. 8, 3). Бесполое размножение происходит за счет образования автоколоний. Половое размножение осуществляется по типу изогамии.

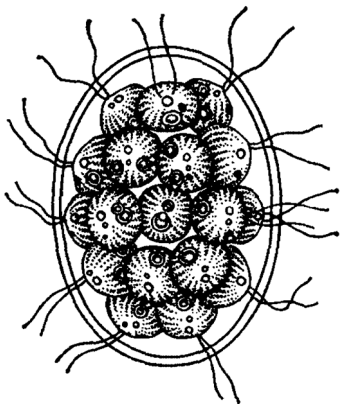


Рис. 68. *Pandorina morum*
(O. F. Müller) Bory
[по: Жизнь..., с. 272]

Pediastrum Meyen

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Hydrodictyaceae. Клетки образуют колонии, включающие 4–64(128)-клеточные ценобии, 15–400 мкм в диаметре, расположенные в плоских, круглых или овальных структурах толщиной в одну клетку. Если в колонии более 16 клеток, клетки, как правило, располагаются в виде концентрических колец; каждое кольцо имеет определенное число клеток. Диаметр клеток 8–32 мкм, они имеют изменчивую форму. Внутренние клетки обычно многогранные,

периферические клетки могут быть аналогичной формы или иметь один или два роговидных выроста (рис. 69; ил. 6, 2–5). Периферические клетки часто имеют щетинки. Клеточная стенка гладкая, мелкосетчатая или сильно гранулированная. Клетки многоядерные, несут одиночный диффузный постенный хлоропласт с одним или большим числом пиреноидов. Бесполое размножение осуществляется главным образом через образование ценобиев из двужгутиковых зооспор. Каждая клетка формирует колонии. Известно половое размножение. Жизненный цикл *Pediastrum simplex* аналогичен *Hydrodictyon reticulatum*. *Pediastrum* обитает практически повсеместно (от Арктики до тропиков) и часто в виде планктона в постоянных или временных пресных водоемах.

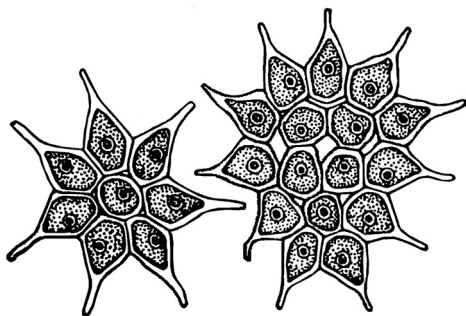


Рис. 69. *Pediastrum simplex* Meyen [по: Жизнь..., с. 279]

***Pedinomonas* Korshikov**

Класс Pedinophyceae, порядок Pedinomonadales, семейство Pedinomonadaceae. Одноклеточные водоросли с одним жгутиком. Клетки удлинненно-эллиптические (до округлых), с одним постенным хлоропластом и сократительной вакуолью. Деление клетки осуществляется посредством закрытого митоза без образования фрагмопласта.

***Phacotus* Perty**

Класс Chlorophyceae, порядок, Chlamydomonadales, семейство Phacotaceae. Одноклеточные двужгутиковые одноядерные водоросли с протопластами, заключенными в бесцветные или

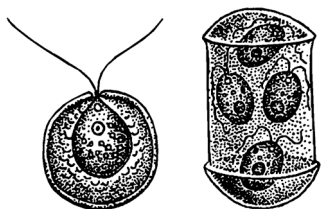


Рис. 70. *Phacotus lenticularis* (Ehrenberg) Deising

[по: Определитель пресноводных..., с. 175]

но волнистая. Протопласт несколько меньше панциря. Хлоропласт постенный, чашеобразный, с передним глазком, с пиреноидом или без него. Бесполое размножение осуществляется делением на 2–4–8(–16) дочерних клеток. Половое размножение происходит путем слияния изогамет с образованием четырехжгутиковых апланозигот; зрелые зиготы обладают утолщенной стенкой.

Polyedriopsis Schmidle

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Sphaeropleales. Одноклеточные водоросли с тетраэдрическими и полиэдрическими клетками диаметром 12–25 мкм, с вогнутыми гранями и пучками шипиков по углам выростов. Шипики имеют длину 25–50 мкм, большей частью собраны в пучки по 3–5. Клеточная стенка гладкая. Ядро одно, хлоропласт постенный, чашевидный, с пиреноидом. Бесполое размножение происходит за счет формирования двужгутиковых зооспор. Половое размножение неизвестно.

Pteromonas Seligo

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Phacotaceae. Одноклеточные двужгутиковые водоросли с жесткой уплощенной оболочкой из двух створок, образующей прямоугольный или округлый киль. Протопласт грушевидный, овальный или шаровидный, отстает от оболочки. Хлоропласт чашевидный, с одним или несколькими пиреноидами и обычно с глазком.

У основания жгутиков находятся две сократительные вакуоли. Бесполое размножение осуществляется делением клетки на две дочерние и разделением оболочки. Половое размножение изогамное.

***Pyrobotrys* Arnoldi**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Spondylomoraceae. Колонии звездовидные, с 4, 8 или 16 клетками, расположенными в 2 или 4 ряда, без слизистой оболочки. Клетки сферические, овальные, грушевидные, каждая с 2 жгутиками. Хлоропласт чашевидный, с двумя пиреноидами. Клеточная стенка тонкая, с папиллой у основания жгутиков. Каждая клетка может формировать дочернюю колонию. Половой процесс — изогамия.

***Quadricoccus* Fott**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Колонии сферические до бесформенных, до 30 мкм величиной, с 4–64 клетками, погруженными в бесструктурную слизистую массу. Клетки овальные, длиной 5–12 мкм, с гладкими или гранулярными клеточными стенками; с одним ядром, одним постенным хлоропластом и одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется 2–4 автоспорами, освобождающимися при продольном разрыве материнской клетки и соединенными остатками материнской клеточной стенки.

***Quadrigula* Printz**

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Selenastraceae. Водоросли колониальные, состоят из 4–8–16 или более клеток, погруженных в слизистую оболочку. Клетки удлиненно-цилиндрические или веретеновидные, с заостренными или закругленными верхушками, размером $7\text{--}45 \times 1\text{--}8$ мкм, расположены параллельно в оболочке. Хлоропласт постенный, пиреноиды отсутствуют у большинства видов. Бесполое размножение происходит за счет образования автоспор, обычно 4, освобождающихся при разрыве клеточной стенки.

***Raciborskiella* S. Wislouch**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Raciborskiellaceae. Колонии без слизистой оболочки, состоят из 2–16 двужгутиковых клеток без целлюлозной клеточной стенки. Клетки овальные, радиально расположенные, ориентированные заостренными концами в центр колонии. Хлоропласт одиночный, чашевидный, с базальным пиреноидом. Сократительные вакуоли отсутствуют. Бесполое размножение осуществляется продольным делением клетки. Половой процесс — изогамия.

***Raphidocelis* Hindák**

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Selenastraceae. Талломы одноклеточные или образующие небольшие колонии неправильной формы, погруженные в бесструктурный слизистый матрикс. Клетки полулунной, сигмовидной формы, заостренные с обоих концов, с равномерно гранулированными клеточными стенками. Длина клеток значительно варьирует в зависимости от вида, у одних видов — 4–10 мкм, у других — 6–25(42) мкм, ширина преимущественно составляет 1,5–3 мкм. Клетки одноядерные; хлоропласт постенный одиночный, пиреноид отсутствует. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны.

***Rayssiella* Edelstein & Prescott**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки образуют 4–8–(16)-клеточные колонии, располагаются в расширенных оболочках из клеточных стенок материнских клеток по полюсам, группами по 4 клетки, и соприкасаются верхушками. Клетки эллипсоидные, цилиндрические, размером $8\text{--}30 \times 4\text{--}11,5$ мкм. Хлоропласт одиночный, постенный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется посредством образования 4–8 автоспор, остающихся в расширенной оболочке материнской клетки, которая впоследствии ослизняется.

Scenedesmus Meyen

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Scenedesmaceae. Слоевища одноклеточные или колониальные, образуют 2–32-клеточные (как правило, 4–8-клеточные) ценобии, окруженные слизистым матриксом, иногда слизь отсутствует.

Клетки расположены линейно или в 2–3 ряда, соприкасаются боковыми стенками или только верхушками. Клетки размером $3\text{--}78 \times 2\text{--}10$ мкм, близкой к сферической или округлой формы, вытянутые, веретенообразные или удлинненно-веретенообразные; клеточные верхушки головчатые, туповатые, острые или длинные, сужающиеся (рис. 71).

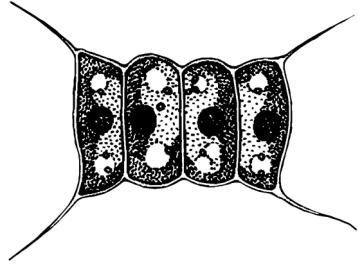


Рис. 71. *Scenedesmus quadricauda* Chodat [по: Жизнь..., с. 279]

Клеточная стенка имеет гемицеллюлозный слой; она, как правило, гладкая в подроде *Acutodesmus* и *Scenedesmus*, со структурами в виде ребер, грануляциями и вдавливаниями — в подроде *Desmodesmus*. Клетки без выростов, в подроде *Desmodesmus* имеются выраженные шипы. Клетки одноядерные; хлоропласт одиночный, постенный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение описано для *S. obliquus* в подроде *Acutodesmus*, но наблюдается крайне редко.

Schroederia Lemmermann

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Schroederiaceae. Одиночные свободноживущие клетки прямой, изогнутой или выемчатой формы, с двумя полярными выростами, сходными по морфологии. Выросты прямые или изогнутые, 60 мкм длиной. Клетки, с учетом длины выростов, размером $11\text{--}200 \times 3\text{--}28$ мкм, с гладкими стенками (рис. 72); в молодом состоянии одноядерные, позже многоядерные. Хлоропласт ремнеобразный постенный, первоначально одиночный, позже, перед размножением, хлоропласты многочисленные, с одним или несколькими пиреноидами. Бесполое размножение осуществляется

двужгутиковыми зооспорами и акинетами. Половое размножение неизвестно. *Schroederia* является планктонным видом, встречается в различных местообитаниях в тропических и умеренных пресных водах; космополитный род, хотя некоторые виды являются эндемичными.

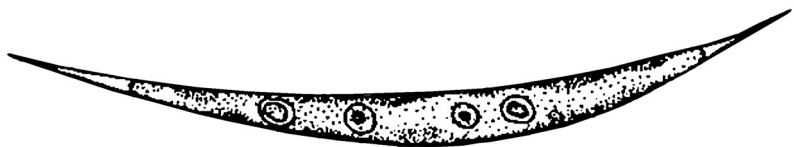


Рис. 72. *Schroederia* sp. [по: Царенко, с. 44]

Selenastrum Reinsch

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Selenastraceae. Клетки редко одиночные, в основном образуют от нескольких до многих одноклеточных колоний из 4–16 клеток. Колонии могут быть погружены в сферический или бесформенный бесструктурный слизистый матрикс, но слизистый чехол может и отсутствовать. Клетки рассеяны в матриксе, но все же образуют скопления, прикрепляясь дорсальными частями. В старых колониях клетки часто разъединяются. Клетки сильно изогнутые и часто слегка сигмовидные, от полулунных до почти замкнутых, с острыми концами; размер — $7\text{--}42 \times 1,5\text{--}8$ мкм (рис. 73). Клеточные стенки гладкие. Клетки одноядерные; хлоропласт одиночный, постенный, ремнеобразный; пиреноид в основном отсутствует (за исключением *S. bibrainum*). Бесполое размножение осуществляется автоспорами и фрагментацией колоний; образуется 2–4–8(–16) спор на спорангий. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. Род *Selenastrum* является планктонным и космополитным в пресноводных озерах, реках и прудах. Большинство видов обитают в умеренных и умеренно теплых водах. В культуре клетки могут расти на агаре, где они становятся полиморфными. Род похож на *Ankistrodesmus* (рис. 31, 73), основное отличие связано с формой клеток, для клеток *Selenastrum* характерны более искривленные формы. Виды отличаются в основном размерами и формой клеток.

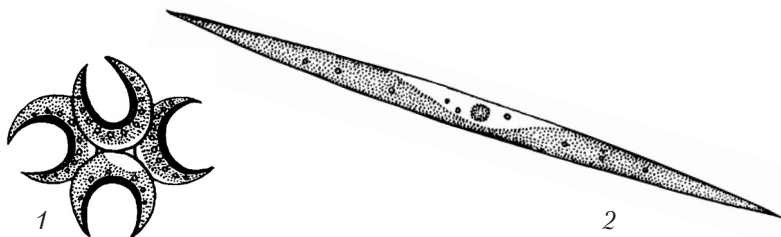


Рис. 73. *Selenastrum bibranium* Reinsch (1), *Ankistrodesmus acicularis* (Braun) Korshikov (2) [по: Жизнь..., с. 277]

Siderocelis (Naumann) Fott

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Chlorellaceae. Клетки одиночные, овальные, эллипсоидные. Хлоропласт одиночный, пластинчатый, дисковидный, постенный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение неизвестно. Обитает в планктоне и перифитоне пресноводных водоемов.

Siderocystopsis E. M. F. Swale

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Клетки одиночные, овальные, сферические, погружены в слизь. Клеточная оболочка тонкая, с грануляцией и мелкими щетинками. Хлоропласт одиночный, постенный, чашеобразный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. *Siderocystopsis* обитает в виде планктона и бентоса озер, прудов и рек, особенно в эвтрофных водоемах.

Sorastrum Kützing

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Hydrodictyaceae. Водоросль образует сферические колонии до 60 мкм в диаметре, состоит из 8–128 клеток, расходящихся из центра колонии (рис. 74). Клетки до 20 мкм в длину,

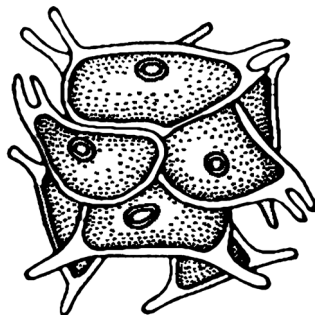


Рис. 74. *Sorastrum* sp. [по: Жизнь..., с. 48]

грушевидные, почковидные, с 1, 2 или 4 шиповидными выростами на внешней стороне и желатинизированными ножками, соединяющими клетки, на внутренней. Клетки с одним ядром и постенным хлоропластом. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами.

Sphaerocystis Chodat

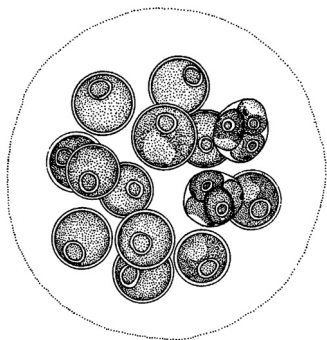


Рис. 75. Колония *Sphaerocystis* sp. [по: Жизнь..., с. 34]

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Sphaerocystidaceae. Водоросль образует сферические колонии более 1 мм в диаметре, с 4–32(64) клетками, погруженными в обильную слизь. Клетки шаровидные, 4–16 мкм в диаметре, обычно собраны в группы по четыре; погружены в слизь. Клетки с гладкими стенками, одноклеточные; хлоропласт одиночный, постенный, с единственным пиреноидом (рис. 75). Бесполое размножение осуществляется в основном автоспорами.

Зооспоры имеют два верхушечных жгутика, чашеобразный хлоропласт с одним пиреноидом. *Sphaerocystis* встречается в виде планктона в пресных водах; известен в Европе, Северной Америке и Южной Африке. Положение рода неясно и по-разному рассматривается разными авторами (Hormotilaceae, Radiococcaceae и Palmellaceae).

Spondylomorom Ehrenberg

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Spondylomoromaceae. Колонии звездовидные, с 8 или 16 клетками в 4 клеточных рядах, без слизистой оболочки. Клетки овальные (до грушевидных), каждая с 4 жгутиками, крупной сократительной вакуолью у основания жгутиков и крупным чашевидным хлоропластом без пиреноидов.

Stigeoclonium Kützing

Класс Chlorophyceae, порядок Chaetophorales, семейство Chaetophoraceae. Растения, состоящие из различно развитых распростертых и прямостоячих одноклеточных нитей. Прямостоячие нити поочередно, крест-накрест или дихотомически разветвленные. Веточки в основном мутовчатые, с заостренными или слегка притупленными кончиками, или несущие многоклеточный гиалиновый волосок. Распростертые нити формируют ползучую или ризоидальную систему, иногда объединяются в псевдопаренхиматозный диск (рис. 76). Клетки одноядерные, толстые или тонкостенные, цилиндрические или раздутые, каждая имеет один поперечный хлоропласт, несущий от одного до нескольких пиреноидов. Бесполое размножение осуществляется четырехжгутиковыми зооспорами двух размеров, микро- и макрзооспорами. Половое размножение происходит по типу изогамного процесса, двужгутиковыми или четырехжгутиковыми гаметами. *Stigeoclonium* — обычный пресноводный род, растет на различных субстратах. Определение видов основано, главным образом, на особенностях системы ползучих нитей и особенностях, связанных с прорастанием зооспор. Чрезвычайно полиморфный род, большинство видов которого лучше всего определяется после роста в определенных условиях культивирования. Современные исследования, основанные на изучении культур водорослей, привели к признанию всего 3 видов и предположению, что большинство из 23 или более описанных ранее видов являются только экологическими формами.

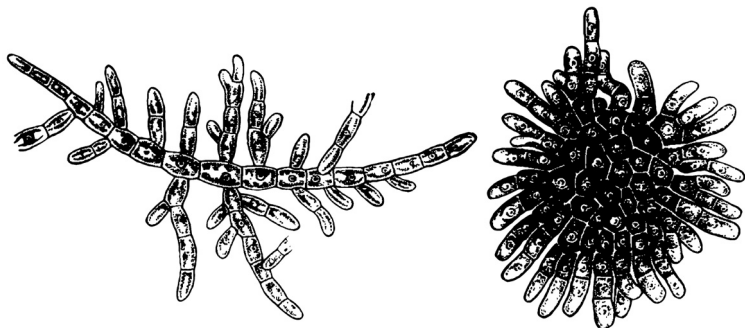


Рис. 76. Стелющаяся часть слоевища *Stigeoclonium* sp.
[по: Жизнь..., с. 287]

Tetradesmus G. M. Smith

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Scenedesmaceae. Колониальная водоросль, формирующая 4-клеточные ценобии, не погруженные в желатинизированную оболочку. Клетки веретеновидные (до сферических), размером $8-32 \times 3-13,5$ мкм, с отверстием между ними, удлинённые перпендикулярно поверхности ценобия. Верхушки клеток тупые или оттянутые. Хлоропласт одиночный, постенный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение происходит автоспорами.

Tetraëdron Kützing

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Hydrodictyaceae. Клетки одиночные, свободноплавающие; сплюснутые, треугольные, четырехугольные или полигональные; старые клетки почти шаровидной формы. Клеточная стенка относительно тонкая, при наблюдении в световой микроскоп слегка гранулированная; с внутренним слоем полисахаридов. Поверхность молодых клеток покрыта сетью, которая исчезает у старых клеток. Клетки одноядерные, центриоли всегда присутствуют; хлоропласт одиночный, полностью заполняющий клетки; пиреноид один, однородной структуры, окружен крахмалом (рис. 77). Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. *Tetraëdron* обитает в виде планктона в пресной воде; космополит. Большинство видов в роде с неопределённым статусом. Определение видов основывается на размере и форме клеток.

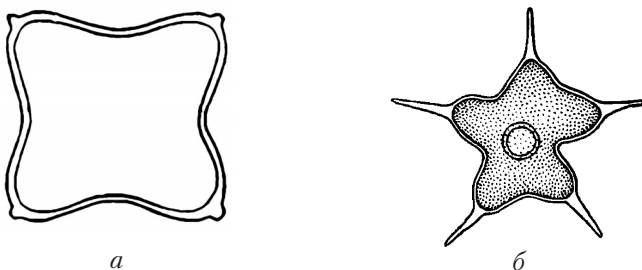


Рис. 77. *Tetraëdron* sp. (a) и *T. caudatum* (Corda) Hansgirg (б)
[по: Жизнь..., с. 278]

Tetraspora Link ex Desvaux

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Tetrasporaceae. Водоросль образует сферические, удлинённые или бесформенные колонии, содержащие от нескольких десятков до тысяч клеток. Клетки объединяются в группы (по 2–4), погружены в слизистую оболочку, сферические, 6–12 мкм в диаметре. Хлоропласт одиночный, чашевидный, пиреноид базальный. Глазок отсутствует. Бесполое размножение осуществляется зооспорами или акинетами. Половой процесс — изогамия, известен у двух видов.

Tetrastrum Chodat

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Scenedesmaceae. Слоевища колониальные. Водоросль образует в основном 4-клеточные ценобии размером 5–23 мкм, в одной плоскости, они иногда объединяются в сложные колонии, включающие 16 и более клеток. Бесструктурный слизистый матрикс может присутствовать или нет. Клетки плотно соединены в ценобии, с небольшим пустым пространством в центре или без него. Клетки яйцевидные, треугольные или трапециевидные, 2–11,5 мкм длиной. Клеточные стенки гладкие, с грануляцией, заметной в электронный микроскоп. Клетки могут нести на наружной поверхности шипы 46 мкм длиной или быть без шипов; количество и форма шипов значительно варьируют у разных видов. Существуют виды, несущие один или два длинных, или один короткий и один длинный, или 3–6 коротких шипов (рис. 78). Клетки одноядерные; содержат 1–4 постенных лентовидных или дисковидных хлоропласта, пиреноиды присутствуют или отсутствуют. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. *Tetrastrum* обитает в пресной воде, в основном в эвтрофных условиях; обычно достаточно обилен или встречается

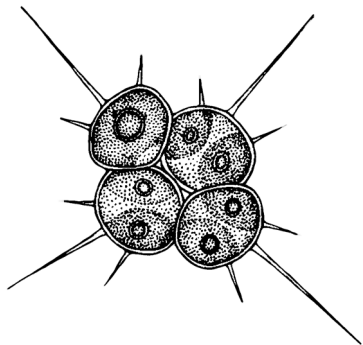


Рис. 78. *Tetrastrum tricanthum* Korshikov [по: Жизнь..., с. 279]

массово. Определение видов проводится по размеру клеток и их форме, особенностям морфологии шипов и наличию или отсутствию пиреноидов. Виды с грануляцией стенок или бородавками, видимыми в световой микроскоп, должны рассматриваться как *Pseudostaurastrum*.

Trentepohlia Martius

Класс Ulvophyceae, порядок Trentepohliales, семейство Trentepohliaceae. Представлены разветвленными, иногда гетеротрихальными нитями. Клетки цилиндрической формы, часто удлинённые (длина в 2, 3 или несколько раз превышает ширину), а ино-

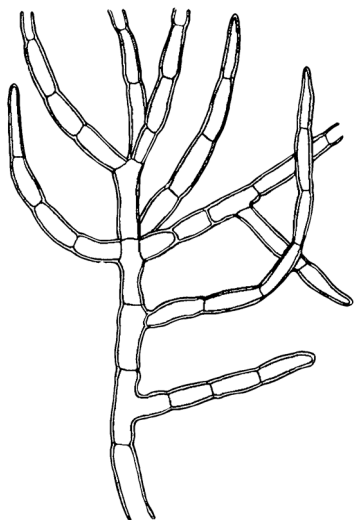


Рис. 79. Вертикальное слоевище *Trentepohlia* sp. [по: Жизнь..., с. 290]

гда вздутые или бочкообразные, в связи с чем формируются четковидные нити (рис. 79; ил. 7, 1), изначально зеленые, позже ярко-оранжевые (из-за накопления в цитоплазме огромного количества каротиноидов). Клеточные стенки часто толстые; клетки соединены простыми плазмодесмами. Ядро одиночное. Хлоропласты постенные, без пиреноидов. Жизненный цикл представлен чередованием изоморфных поколений. Представители рода образуют симбиоз с грибами, являясь широко распространенными фотобионтами ряда лишайников. Обитает эпифитно на коре деревьев и эпилитно — на влажных поверхностях камней.

Treubaria C. Bernard

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Treubariaceae. Одноклеточные микроскопические водоросли с шаровидным, многоугольным, трехлучевым или многодольным протопластом. Клетки диаметром 5–22 мкм, с (2)3–4(20) полыми

колючками конической формы, иногда трубчатыми (*T. crassispina*), длиной 6–83 мкм, иногда с очень широким основанием (рис. 80). Клеточные стенки гладкие. В молодом состоянии клетки одноядерные, в более зрелом состоянии имеют до четырех и более ядер. Хлоропласт в молодых клетках один, чашеобразный, постенный, пиреноид — одиночный; в зрелых клетках пиреноиды многочисленны. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Половое размножение неизвестно.

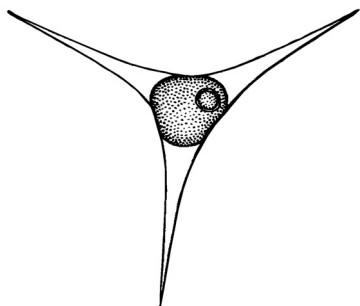


Рис.80. *Treubaria triappendiculata*
С. Bernard [по: Жизнь..., с. 278]

***Trochiscia* Kützing**

Класс Trebouxiophyceae, порядок Chlorellales, семейство Oocystaceae. Талломы одиночные, одноклеточные (редко агрегируют). Форма клеток от шаровидной до субсферической, диаметр — 8–50 мкм. Клеточные стенки толстые, по-разному скульптурированные, с многочисленными короткими, 4–7 мкм длиной, колючками, гребнями, сетчатым рисунком или закругленными выступами. Клетки одноядерные; хлоропласт одиночный, звездчатый, центральный или постенный; с пиреноидом или без него. Бесполое размножение осуществляется путем деления протопласта с образованием автоспор или зооспор (4–16 и больше). Половое размножение неизвестно. *Trochiscia* обитает в планктоне в пресных водах; обычен в умеренном климате Северного полушария Европы и Северной Америки. Виды отличаются особенностями морфологии клеток и рельефа клеточных стенок.

***Ulothrix* Kützing**

Класс Ulvophyceae, порядок Ulotrichales, семейство Ulotrichaceae. Слоевища нитчатые, мягкие, в основном неразветвленные, однорядные. Клетки всегда тесно связаны. Клеточная стенка у молодых клеток тонкая и гладкая, позже более утолщенная и иногда шероховатая. Верхушечные клетки округлые,

редко — слегка суженные. Прикрепляется к субстрату простыми или ризоидальными базальными клетками, иногда ризоидальными выростами, выступающими из интеркалярных и верхушечных клеток. Клетки цилиндрические, одноядерные (рис. 81; ил. 7, 2). В молодых клетках отношение длины к ширине, как правило, больше, чем в старых клетках. Хлоропласты одиночные, постенные, ремнеобразной формы, как правило, лопастные, в молодых клетках незамкнутые, в зрелых клетках — иногда полностью замкнутые. Пиреноид один, в более зрелых клетках окружен тонкой или толстой оболочкой из крахмала; старые клетки аккумулируют крахмал, маслоподобные и волютиновые капли. Бесполое размножение осуществляется четырехжгутиковыми зооспорами, путем фрагментации нитей. При неблагоприятных условиях иногда развиваются толстостенные нити с акинетоподобными стадиями, редко — истинные акинеты. Половое размножение происходит с помощью изогамных двужгутиковых гамет, возникающих во всех клетках, кроме дифференцированных. *Ulothrix* — космополит с широкой экологической амплитудой, часто встречается в умеренных и холодных регионах; как правило, образует нити, собранные в пучки или маты длиной несколько сантиметров.

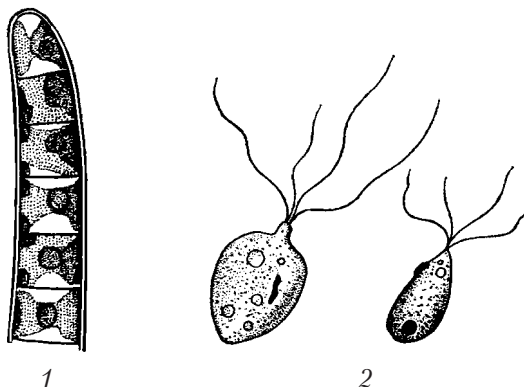


Рис. 81. Часть нити *Ulothrix subflaccida* Wille (1) и макро- и микрозооспора *U. zonata* (F. Weber & Mohr) Kützing (2) [по: Жизнь..., с. 282]

Присутствует в аэрируемых пресноводных водоемах, по берегам эвтрофных озер, ручьев, каналов и рек, менее распространен в стоячих водах (канавы, пруды) и практически отсутствует

в заболоченных местах обитания. *Ulothrix* также процветает в водоемах с солоноватой водой, с экстремальными (ежедневными) колебаниями солености воды, например, вблизи устья пресноводных ручьев и рек, где растения покрыты морской водой во время прилива. Встречается в морской среде обитания, образуя обширные заросли по краю прибрежной зоны; присутствует вдоль прибрежной зоны скалистых берегов, часто в качестве важного компонента пионерной растительности.

***Verrucodesmus* Hegewald**

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Scenedesmaceae. Клетки от яйцевидных до туповато удлинённых, менее 10 мкм длиной, расположены поочередно или попарно в 4–8-клеточных ценобиях, погруженных в слизь. Клеточные стенки гранулированные за счет осаждающегося материала. Род недавно выделен из рода *Scenedesmus*.

***Volvox* Linnaeus**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Volvocaceae. Колонии шаровидные, субсферические, эллипсоидные или яйцевидные, содержат 500–50 000 клеток, расположенных по периферии желатинового матрикса, образуют полую сферу до 3 мм в диаметре. Клетки внешнего слоя похожи на клетки хламидомонады, несут два жгутика. В пределах колонии наблюдается специализация клеток — в основном преобладают вегетативные клетки, также представлено небольшое количество больших половых клеток (гонидий). Вегетативные клетки имеют сферическую, яйцевидную или звездчатую форму, все клетки с двумя равными жгутиками, глазком, двумя сократительными вакуолями в основании жгутика и чашеобразным хлоропластом с одним пиреноидом (рис. 82;

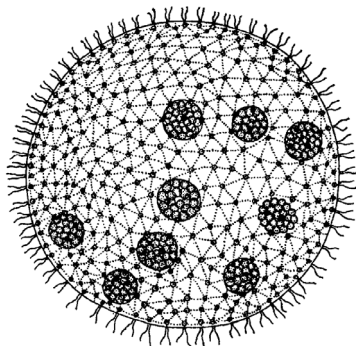


Рис. 82. *Volvox aureus* Ehrenberg
[по: Жизнь..., с. 273]

ил. 8, 3). Генеративные клетки крупные, не имеют жгутиков. Оогонии несут зеленые (из-за запасных веществ) яйцеклетки, антеридии — сперматозоиды. Цитоплазматические нити между клетками толстые, тонкие или отсутствуют, в зависимости от вида. Бесполое размножение осуществляется путем формирования автоколоний. *Volvox* — космополитный род пресноводных водоемов; нередко вызывает цветение воды, *V. aureus* — вольвокс золотистый является одним из самых распространенных видов.

***Volvulina* Playfair**

Класс Chlorophyceae, порядок Chlamydomonadales, семейство Volvocaceae. Колонии яйцевидной или сферической формы, содержащие 16 клеток, по периферии погружены в желатиновый матрикс, формирующий полую структуру. Клетки чечевицеобразные или полусферические, каждая с двумя равными жгутиками, с двумя или многими сократительными вакуолями, расположенными у основания жгутиков. Хлоропласты массивные, чашеобразные, с пиреноидом или без него. Бесполое размножение осуществляется путем образования автоколоний. Половой процесс — изогамия. Зрелые апланозиготы имеют колючие или гладкие клеточные стенки. *Volvulina* является космополитным видом.

***Westella* De Wildeman**

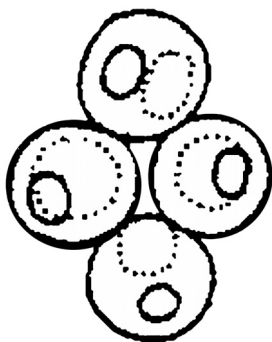


Рис. 83. *Westella botryoides* (West) De Wildeman
[по: Царенко, с. 147]

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Scenedesmaceae. Слоевище колониальное, образует в основном 4-клеточные ценобии диаметром до 15 мкм, обычно объединяющиеся с образованием округлых или иррегулярных сложных колоний, включающих более 100 клеток, до 90 мкм в диаметре; в колониях индивидуальные ценобии связаны остатками спорангиальных стенок. Развита бесструктурный слизистый матрикс. Клетки плотно прилегают друг к другу, как правило, без образования свободного центрального пространства (рис. 83).

Клетки округлые, но уплощенные в местах контакта с другими клетками, 3–13 мкм в диаметре, с гладкими стенками; одноклеточные. Хлоропласт одиночный, поперечный, с одним пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. *Westella* является планктонным видом в пресных водах рек и прудов; распространена в континентальной Европе и Северной Америке, а также на Кубе.

Willea Schmidle

Класс Chlorophyceae, порядок Sphaeropleales, семейство Scenedesmaceae. Слоевище колониальное, образует в основном 2–4-клеточные ценобии, объединяющиеся в плоские колонии до 100 или более клеток. Колонии погружены в бесструктурную оболочку. Слизистые 4-клеточные ценобии имеют ромбический просвет в центре. Клетки не уплощенные в плоскости ценобии, овальные или овально-цилиндрические, размером $6\text{--}15 \times 4\text{--}6$ мкм, с широко закругленными концами. Клеточные стенки гладкие. Клетки одноклеточные; хлоропласт одиночный, поперечный, с одним пиреноидом, который может быть нечетким; по мнению некоторых авторов, пиреноид может присутствовать или отсутствовать. Бесполое размножение осуществляется автоспорами. Жгутиковые стадии и половое размножение неизвестны. *Willea* обитает в планктоне пресных вод, в основном в литоральной зоне озер. Род встречается в Северной и Восточной Европе, а также в Северной Америке, Японии и на антарктическом архипелаге Кергелен.

ПОДЦАРСТВО STREPTOPHYTA

ОТДЕЛ CHAROPHYTA — ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Отдел *Charophyta* является отделом преимущественно пресноводных зеленых водорослей, который объединяет 6 классов, родственных современным наземным растениям. Харофитовые водоросли представлены разнообразными формами — от ветвистых прямостоячих до одноклеточных организмов.

Ранее в составе харофитовых рассматривали только харовые водоросли *Charophyceae*, но согласно современным представлениям в эту группу входят класс конъюгат *Conjugatophyceae*, а также классы *Chlorokybophyceae*, *Klebsormidiophyceae* и *Mesostigmatophyceae*.

Класс *Charophyceae*

Порядок *Charales*

Харовыми называются водоросли порядка *Charales*, включающего современных представителей семейства *Characeae* и ряд вымерших форм. Семейство *Characeae* объединяет шесть родов: *Chara*, *Nitella*, *Lamprothamnium*, *Tolypella*, *Lychnothamnus* и *Nitellopsis*, из которых первые два являются наиболее известными и распространенными. Современные харовые представляют собой самые крупные пресноводные водоросли и наиболее сложно устроенную группу с точки зрения морфологии, онтогенеза и размножения. Отдельные представители формируют длинные (1 м и более) мутовчатые талломы, внешне напоминающие водное цветковое растение роголистник.

Харовые водоросли являются полностью погруженными водными растениями, обитающими в различных пресноводных водоемах. Таллом имеет вид кустистоветвящихся нитевидных или стеблевидных зеленых побегов членисто-мутовчатого строения, укореняющихся в грунте бесцветными ризоидами и достигающими высоты 30 см. Обычно образуют заросли, покрывающие дно водоема на разной глубине, создавая среду обитания для комплекса пресноводных обитателей и нередко выступая в качестве пищевой базы для многих водных организмов. Они размножаются половым путем, с помощью гамет (двужгутиковых сперматозоидов и яйцеклеток), формирующихся в гаметангиях — мужских антеридиях и женских оогониях. Антеридии и оогонии харовых многоклеточные, что сближает эти водоросли с высшими растениям. Мужские и женские половые органы развиваются в непосредственной близости друг от друга, антеридий имеет шаровидную форму и направлен вниз, оогоний — продолговатый и направлен вверх (рис. 84; ил. 12, 3). После оплодотворения яйцеклетки зигота редукционно делится и развивается в новое растение. Многие харовые способны

формировать известковую оболочку вокруг ооспор, обеспечивающую их защиту в течение периода покоя. Бесполое размножение осуществляется при помощи специализированных вегетативных структур, таких как клубеньки.

Харовые водоросли являются полезными компонентами водных экосистем. Многие виды чувствительны к качеству и прозрачности воды, поэтому их нередко используют для определения уровня загрязнения вод. Являясь фототрофными организмами, харовые формируют основу пищевой цепи водных экосистем, выступая в качестве пищевой базы для беспозвоночных животных и водных птиц. Водоросли играют роль эдификаторных видов пресноводных экосистем, формируя среду обитания для беспозвоночных организмов и других водорослей.

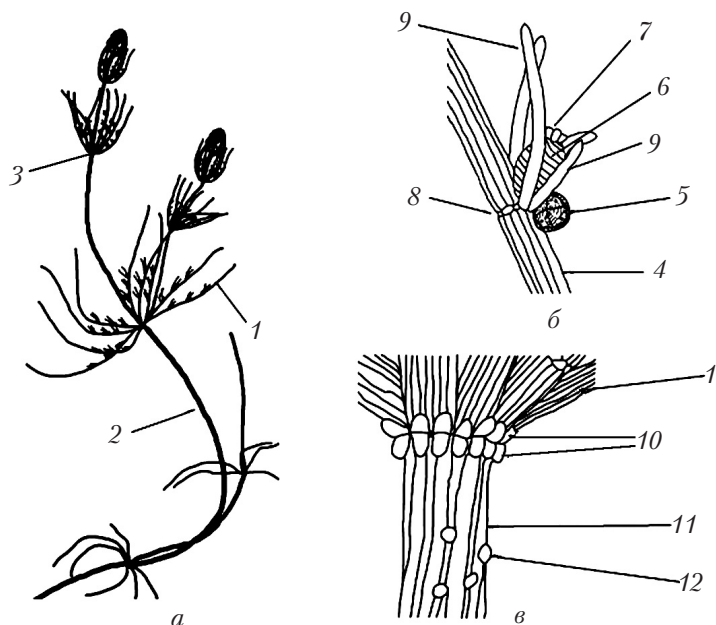


Рис. 84. Строение *Chara vulgaris* Linnaeus:

a — общий план строения, таллома; *б* — репродуктивные органы; *в* — листовый узел: 1 — «листья»; 2 — стебель; 3 — мутовка; 4 — кора веточек; 5 — антеридий; 6 — оогоний; 7 — коронка; 8 — «листовый» узел; 9 — листочки; 10 — верхний и нижний ряд прилистников; 11 — кора стебля; 12 — шип [по: *Charophytes*]

Chara L.

Род характеризуется неограниченно нарастающими нитчатыми талломами высотой 20–30 см, на которых расположены мутовки боковых ветвей ограниченного роста, что придает им сходство с хвощами (рис. 84; ил. 12, 3). Поверхность основных ветвей покрыта корой, что является важным отличительным признаком рода *Chara* от представителей рода *Nitella*. Виды рода *Chara* часто накапливают в клеточной оболочке CaCO_3 , из-за чего имеют сероватую окраску. Развитие у хары корового слоя и кальцификации обуславливает их более грубый внешний вид по сравнению с представителями рода *Nitella*. Обычно встречаются в водах с высоким рН. Некоторые виды обладают характерным неприятным запахом, похожим на запах чеснока. Представители рода *Chara* являются космополитами.

Nitella L.

Род характеризуется правильным, симметричным ветвлением. Длинные, до 100 см, ветви несут короткие (до 25 см) боковые веточки. Ветви, несущие гаметангии, повторно ветвятся (рис. 85). Веточки гибкие и скользкие, со слизистой текстурой. Основные оси не покрыты коровым слоем и обычно некальцинированные. В отличие от видов *Chara*, *Nitella* встречается в мягкой, слегка подкисленной воде. Распространен по всему миру.

Класс *Conjugatophyceae*

Представители класса *Conjugatophyceae* (*Zygnematophyceae*) — зеленые водоросли с нитчатым, коккоидным или колониальным строением таллома. Конъюгаты обитают на всех шести континентах, главным образом в пресноводных водоемах, а также во влажной почве или снегу. Встречаются конъюгаты в бентосе и планктоне болот, мелководных озер и рек, где они, как правило, образуют большие слизистые скопления. Зачастую образуют маты в зарослях прибрежной растительности.

Класс, насчитывающий около 4 тыс. видов, подразделяется на 2 порядка. Порядок *Zygnematales* объединяет одноклеточные

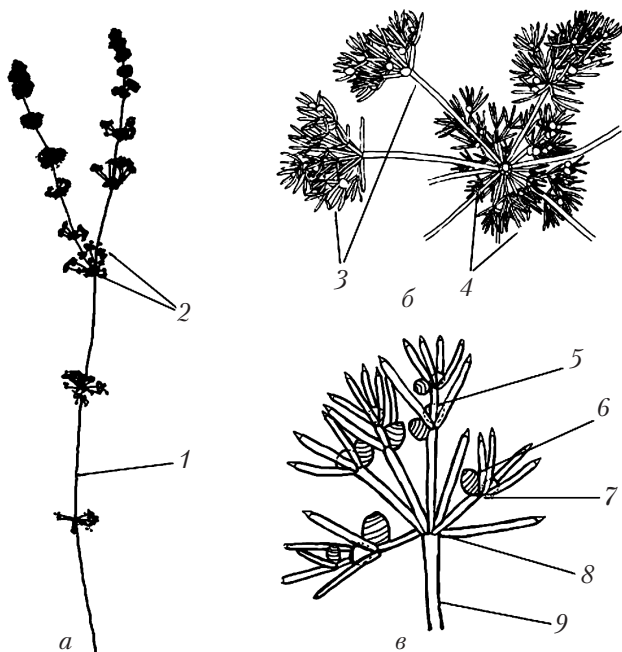


Рис. 85. Строение *Nitella hyalina* (De Candolle) C. Agardh:

a — общий план строения; *б* — ветвление боковых веточек; *в* — гаметангии: 1 — стеле; 2 — мутовка листьев; 3 — внешние мутовки листочков; 4 — внутренние мутовки листочков; 5 — антеридий; 6 — оогоний; 7 — вторая мутовка листочков; 8 — первая мутовка листочков; 9 — лист [по: *Charophytes*]

и нитчатые водоросли, имеющие простые, гладкие, лишенные пор в оболочке клетки. Представители же второго порядка *Desmidiaceae*, содержащего преимущественно одноклеточные формы, покрыты пористой, разнообразно скульптурированной клеточной стенкой и разделены перетяжкой на две зеркально симметричные половины — полуклетки, место соединения которых называется перешейком, а углубление между ними — синусом.

Размножение конъюгат происходит двумя способами — бесполом и половым. Бесполое размножение осуществляется митотическим делением клетки надвое в поперечной плоскости либо при помощи покоящихся стадий — апланоспор, партеноспор и акинет, формирующихся из вегетативных клеток. Половое размножение

происходит посредством уникальной формы полового процесса, именуемого конъюгацией и заключающегося в слиянии недифференцированных на гаметы протопластов двух вегетативных клеток через появляющийся между ними конъюгационный канал, с образованием в результате зиготы особого типа — зигоспоры.

Морфология и анатомия водорослей порядка *Zygnematales*

Клетки зигнемовых водорослей имеют цилиндрическую или эллипсовидную форму, покрыты гладкой, относительно тонкой, не имеющей пор двухслойной клеточной оболочкой. Ее наружный слой представлен пектиновыми веществами, внутренний — целлюлозными волокнами. Межклеточные перегородки (септы) у большинства многоклеточных видов гладкие, состоящие из двух параллельных целлюлозных пластинок и пектиновой прослойки между ними. Вместе с тем виды рода *Spirogyra* имеют три типа септ: складчатые, гладкие, гладкие с дополнительной кольцевой накладкой.

Mesotaeniaceae имеют коккоидную организацию таллома. Их клетки окружены слизистым чехлом, который может иметь четкую концентрическую структуру (*Mesotaenium*). В природе часто встречаются крупные скопления клеток, погруженные в общую слизь.

Таллом *Zygnemataceae* представлен нитью около 8–15 см длиной, состоящей из одного ряда цилиндрических клеток, снаружи покрытых гомогенным слизистым чехлом. Таллом, как правило, не ветвится, за исключением наземных видов, у которых могут наблюдаться короткие ответвления из 1–10 клеток [Ботаника...; Рундина]. В большинстве случаев нити свободно плавающие, но некоторые виды (*Spirogyra fluviatilis*, *Zygnema melanosporum*) могут образовывать ризоиды (рис. 86) для прикрепления к субстрату. Ризоиды представляют собой выросты различной формы и образуются на базальных клетках [Рундина; Федоров, 1977].

Цитоплазма расположена на периферии клетки в связи с наличием крупной центральной вакуоли, заполненной клеточным соком. От этого периферического слоя к центру отходят цитоплазматические тяжи, пересекающие вакуоль. У представителей рода *Mougeotia* на этих тяжах подвешена центральная цитоплазматическая пластинка, содержащая хлоропласт и ядро, у рода *Spirogyra* на тяжах подвешено только ядро, у рода *Zygnema* — два хлоропласта.

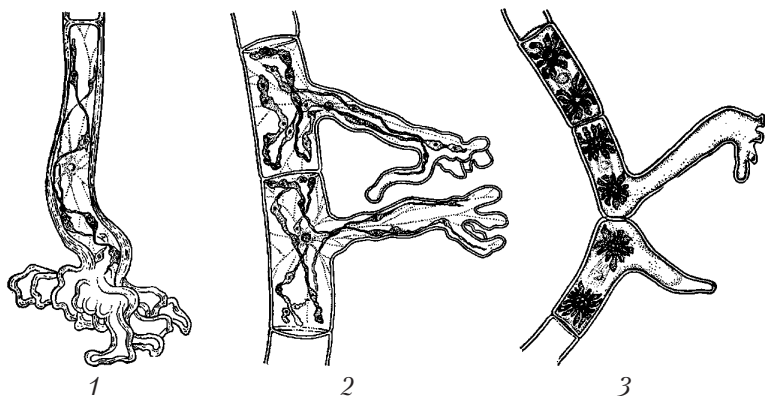


Рис. 86. Ризоиды у зигменовых водорослей:

1, 2 — спирогира; 3 — зигнема [по: Жизнь..., с. 317]

Хлоропласты зигменовых в разных родах имеют звездчатую или пластинчатую форму и могут быть расположены по центру или на периферии клетки (рис. 87).

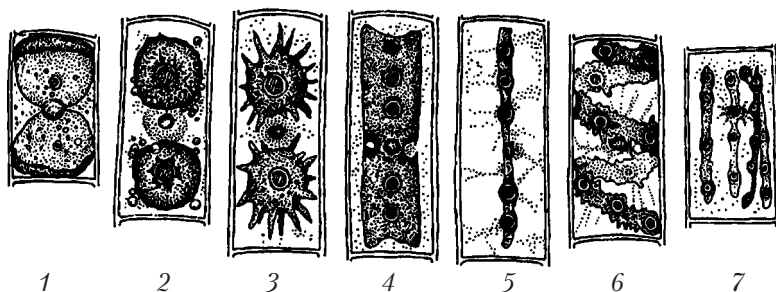


Рис. 87. Типы хлоропластов зигменовых водорослей:

1 — два дисковидных центральных хлоропласта (*Zygogonium*); 2 — два шаровидных центральных хлоропласта (*Zygnema*); 3 — два звездчатых центральных хлоропласта (*Zygnema*); 4, 5 — пластинчатый хлоропласт (*Mougeotia*); 6, 7 — пристенно-ленточный хлоропласт (*Spirogyra*, *Sirogonium*) [по: Рундина, 1998, с. 23]

Ядра *Zygnematales* обычно располагаются посередине клетки и в разных родах имеют разные размеры и различное число хромосом [Рундина; Седова].

У *Zygnema* ядро расположено в цитоплазматическом мостике, между двумя звездчатыми хлоропластами. Оно имеет небольшие

размеры — от 4 (*Zygnema cruciatum*) до 12 мкм (*Zygnema insigne*) и одно ядрышко. Хромосомы мелкие, слабо дифференцированы. Самое низкое хромосомное число, зарегистрированное у представителей, равно 12, самое высокое — 82.

Ядро *Mougeotia* небольшое, расположено в центральной цитоплазматической пластинке, прилегает к одной из сторон пластинчатого хлоропласта. Количество ядрышек варьирует от 2 до 8. В кариотипе встречаются мелкие и крупные хромосомы. Их самое низкое число равно 12, самое высокое — 94.

Род *Spirogyra* имеет самое крупное ядро во всем порядке. Его размеры колеблются от 8 до 40 (*Spirogyra crassa*) микрометров. Единственное ядрышко крупное, ясно заметное. Ядро имеет шаровидную или линзовидную форму, подвешено на цитоплазматических тяжах в центральной вакуоли. Кариотип может состоять как из мелких (1 мкм), так и из крупных (3 мкм) хромосом. Хромосомы либо палочковидные, либо точковидные. Самое низкое хромосомное число равно 2, самое высокое — 100. Следует добавить, что у представителя этого семейства *Sirogonium pseudofloridanum* зафиксировано самое высокое число хромосом (100) для зигнемовых.

Морфология и анатомия водорослей порядка *Desmidiiales*

Клетки *Desmidiiales* чрезвычайно разнообразны в морфологическом плане: как правило, их можно разделить на две зеркально симметричные полуклетки, соединенные между собой перешейком (исключение — род *Closterium*). При этом между ними образуется глубокая выемка, называемая синусом (рис. 88). Синус может быть коротким или длинным, открытым или закрытым, с острой или округлой вершиной. Сами полуклетки, в свою очередь, могут быть разделены на лопасти различных порядков (*Micrasterias*) или же иметь куда более сложные очертания (*Staurostrum*) [Паламарь-Мордвинцева; Brook].

Довольно часто клетки могут иметь множество плоскостей симметрии, хотя у большинства представителей порядка в основном всего три взаимоперпендикулярные плоскости (рис. 88). Интересна форма представителей семейства *Closteriaceae*: их клетки серповидно изогнуты, что позволяет выделять у них так

называемые спинной и брюшной края. Тем не менее среди десмидиевых встречаются представители с несимметричной формой клетки (*Amscottia*) [Косинская; Паламарь-Мордвинцева; Brook].

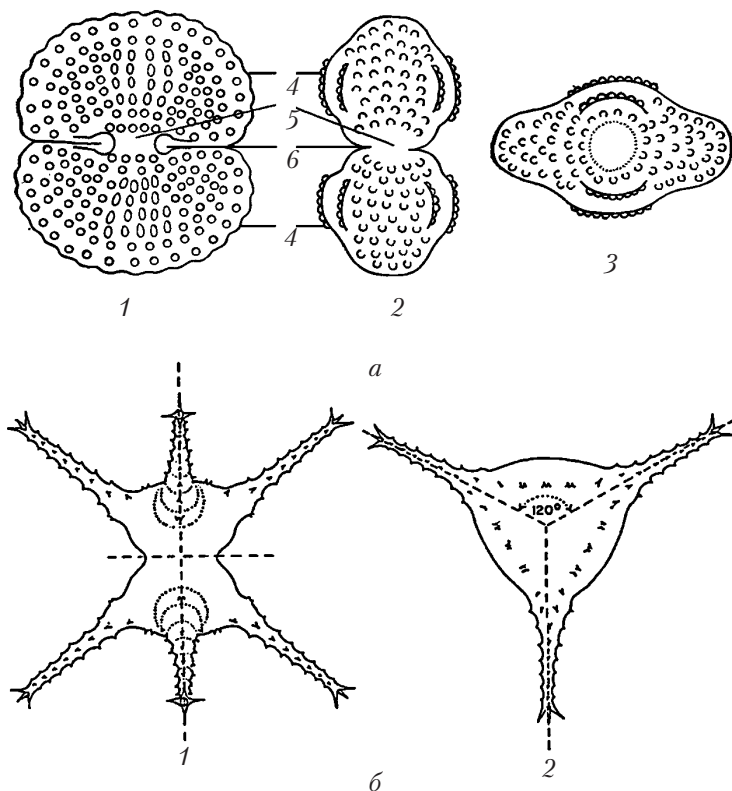


Рис. 88. Схема строения клеток десмидиевых:

a — клетка *Cosmarium* sp.: 1 — вид спереди; 2 — вид сбоку; 3 — вид сверху; 4 — полуклетка; 5 — перешеек; 6 — синус; *б* — клетка *Staurostrum* sp.: 1 — вид спереди; 2 — вид сверху [по: Жизнь..., с. 321]

Клеточная стенка *Desmidiaceae* разделена на два (*Cosmarium*) или большее число сегментов (*Closterium*, *Gonathozygon*, *Penium*) и имеет трехслойную структуру. Внутренний (фибриллярный) слой полностью состоит из целлюлозы и подразделяется, в свою очередь, на первичный, состоящий из фибриллярных волокон, образующих густую сеть, и вторичный, состоящий из тех же фибриллярных

волокон, но сгруппированных по 8–10 штук в ленты. Внешний слой состоит из аморфного вещества и часто разнообразно скульптурирован. Стоит отметить, что большинство представителей семейства *Desmidiaceae*, в отличие от других десмидиевых, теряют внешний слой во время линьки при клеточном делении.

Клеточная оболочка десмидиевых пронизана порами, расположенными равномерно по всей поверхности клетки (*Cosmarium pachydermum* P. Lundell), на полюсах клеток (*Closterium*) или же собранными в группы или кольца, опоясывающие клетку (*Hyalotheca*). Иногда поры вовсе отсутствуют (*Gonathozygon*). Через поры осуществляется выделения слизи, окружающей клетки и также способствующей прикреплению к субстрату.

По строению поры можно подразделить на два типа:

1. Тип *Closterium* (рис. 89, а). Встречается у представителей семейства *Closteriaceae*. Поры этого типа имеют обратноворонковидную форму: узкая часть воронки, являющаяся поровым отверстием, находится во внешнем слое оболочки, а широкая — во внутреннем. При этом широкую часть поры свободно пересекают лишённые цементирующего вещества структурные элементы первичного и вторичного фибриллярных слоев.

2. Тип *Cosmarium* (рис. 89, б, в). Встречается у представителей семейства *Desmidiaceae*. Этот тип пор характеризуется наличием настоящего порового канала, снабженного поровыми нитями, проходящими через вторичный фибриллярный слой оболочки и заканчивающимися над ним конечными «запонками», которые разбухают в слизистые призмы. С внутренней стороны поровый канал прикрыт поровой луковицей, способной изменять его проницаемость.

В цитоплазме клеток имеются все органеллы, характерные для зеленых водорослей. Стоит отметить, что вместо одной центральной вакуоли у десмидиевых имеется целая вакуолярная система. Нередко в этих вакуолях, особенно в тех, которые занимают терминальное положение, можно встретить слизистые тельца и кристаллики гипса, которые, по всей видимости, функционируют как статолиты.

Хлоропласты десмидиевых покрыты двойной мембраной, которая у некоторых видов рода *Cosmarium* связана с ядром. В строме хлоропласта находится один или несколько пиреноидов.

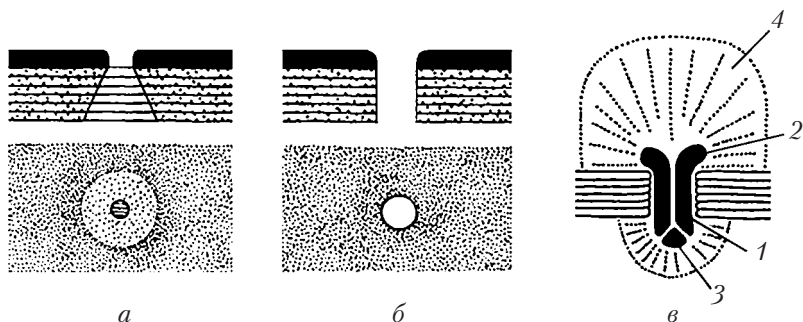


Рис. 89. Схема строения основных типов поровых аппаратов:
 а — тип *Closterium*; б, в — тип *Cosmarium*; в — детали строения порового аппарата *Micrasterias rotata* Ralfs: 1 — поровые нити; 2 — конечные запонки; 3 — поровая луковичка; 4 — слизистые призмы [по: Жизнь..., с. 323]

Тилакоиды собраны в граны, как у высших растений. В мембранах тилакоидов присутствует фотосистема I и II. Фотосинтетические пигменты представлены хлорофиллами *a* и *b*, дополнительно присутствуют виолаксантин, неоксантин, волютин, β -каротин, лютеин.

У десмидиевых выделяют два основных типа хлоропластов:

1. Осевые хлоропласты. Хлоропласты такого типа преобладают среди представителей порядка. По внешнему виду они могут напоминать хлоропласты рода *Zygnema* из порядка *Zygnematales* либо иметь вид вытянутого конуса с многочисленными отходящими радиально гребнями. Пиреноиды многочисленные, расположены вдоль центральной оси. В каждой полуклетке имеется по одному такому хлоропласту, хотя есть виды, у которых в полуклетке присутствует по два осевых хлоропласта.

2. Постенные хлоропласты. Встречаются редко, в основном среди родов *Cosmarium*, *Staurodesmus*, *Pleurotaenium* и *Xanthidium*. Выглядят они либо как крупные или маленькие пластинки, либо как ленты. Пиреноиды расположены по одному в мелких хлоропластах и по несколько в крупных, при этом особой закономерности в их размещении не наблюдается. В каждой полуклетке таких хлоропластов может быть несколько.

В клетках *Desmidiaceae* в нормальном состоянии находится одно ядро. Оно расположено по центру клетки, в перешейке у перешнурованных видов или между хлоропластами у неперешнурованных.

По форме оно может быть эллипсоидным, шаровидным, квадратным, прямоугольным. Величина его может достигать 50 мкм. Число ядрышек сильно варьирует — от одного до нескольких у разных представителей [Паламарь-Мордвинцева]. Число хромосом может не превышать десятка (*Desmidium aptogonum*, $n = 8$), а может и достигать до нескольких сотен: так, у *Closterium ehrenbergii* максимальное зарегистрированное число хромосом равно 300 [Седова].

Actinotaenium (Nägeli) Teiling

Клетки одиночные, эллиптические или короткоцилиндрические со скругленными концами, легко перетянутые посередине (ил. 9, 4). Оболочка гладкая, пронизанная сквозными порами. Хлоропласты осевые звездчатые, с несколькими продольными гребнями и одним или двумя пиреноидами, либо парietальные лентовидные. Зигоспоры шаровидные, эллиптические или квадратные, с гладкой или покрытой шипами оболочкой. Встречаются в слабокислых водоемах среди бентоса. Род насчитывает 50 видов по всему миру.

Closterium Nitzsch ex Ralfs

Клетки одиночные, веретеновидные, прямые или дугообразно согнутые. Концы заостренные, скругленные, притупленные или вытянутые в длинные полые игловидные отростки (ил. 9, 3). Вблизи концов расположены хорошо заметные терминальные вакуоли с кристалликами гипса. Оболочка сегментированная или цельная, покрыта мелкими порами, находящимися только в наружном слое, который у некоторых видов может нести хорошо различимые продольные бороздки. Хлоропласты осевые звездчатые, с несколькими продольными гребнями и пиреноидами, обычно выстроенными в ряд; присутствуют по два в клетке. Зигоспоры разнообразной формы, с гладкой или покрытой шипами буроватой оболочкой. Встречаются в бентосе и планктоне разнотипных водоемов, а также на влажных скалах и мхах. Род насчитывает 190 видов по всему миру.

***Cosmarium* Corda ex Ralfs**

Клетки одиночные, бирадиальные, глубоко перетянутые. Синус узколинейный или открытый, с острой или скругленной вершиной. Полуклетки округлые, эллиптические, почковидные, треугольные, трапецевидные, прямоугольные, с прямыми или волнистыми краями (ил. 10, 3). Оболочка гладкая, у части видов покрыта гранулами и зубцами. Хлоропласты осевые фуркоидные, с одним или несколькими пиреноидами; присутствуют по два в клетке. Зигоспоры шаровидные, эллиптические или кубические, с ямчатой либо покрытой простыми или раздвоенными шипами оболочкой. Встречаются в бентосе и планктоне разнотипных водоемов. Род крайне парафилетичен, насчитывает более 1100 видов по всему миру.

***Desmidium* C. Agardh ex Ralfs**

Клетки 2–5-радиальные, отчетливо перетянутые, соединены в длинные нити (ил. 11, 2). Оболочка гладкая. Хлоропласты осевые фуркоидные, с одним пиреноидом; присутствуют по два в клетке. Зигоспоры шаровидные или эллиптические, с гладкой или покрытой простыми шипами оболочкой. Встречаются в планктоне разнотипных водоемов. Род насчитывает 20 видов по всему миру.

***Euastrum* Ehrenberg ex Ralfs**

Клетки одиночные, бирадиальные, глубоко перетянутые. Синус узколинейный, открывающийся только на концах. Полуклетки трехлопастные, трапецевидные во фронтальной проекции и эллиптические в апикальной (ил. 10, 1). Оболочка гладкая или гранулированная, пронизана сквозными порами. Хлоропласты осевые фуркоидные, с одним или несколькими пиреноидами, присутствуют по два в клетке. Зигоспоры шаровидные или эллиптические, с покрытой шипами оболочкой. Встречаются в кислых водоемах среди тихопланктона и бентоса. Род насчитывает 265 видов по всему миру.

***Gonatozygon* De Bary**

Клетки одиночные или образуют короткие нити. Форма клеток от удлинненно-цилиндрической до удлинненно-веретеновидной (длина в несколько раз больше ширины). Оболочка клеток покрыта гранулами, волосками или короткими щетинками. Клеточная стенка двухслойная, наружная оболочка перфорированная, внутренняя — цельная. В клетках 1 или 2 осевых хлоропласта с многочисленными пиреноидами. Ядро находится в центре клетки, сбоку от хлоропласта или между хлоропластами. Половой процесс — конъюгация. Встречается в олиготрофных водоемах с кислой водой.

***Hyalotheca* Ehrenberg ex Ralfs**

Клетки псевдоомнирадиальные, едва заметно перетянутые, соединены в длинные нити, распадающиеся перед конъюгацией. Оболочка гладкая, пронизанная концентрическими рядами сквозных пор (ил. 11, 1). Хлоропласты осевые звездчатые, с несколькими продольными ребрами и одним пиреноидом, присутствуют по два в клетке. Зигоспоры гладкие шаровидные. Встречаются в планктоне разнотипных водоемов. Род насчитывает 6 видов по всему миру.

***Micrasterias* C. Agardh ex Ralfs**

Клетки одиночные, бирадиальные, глубоко перетянутые, круглые в общих очертаниях. Синус узколинейный, открывающийся только на концах либо широко открытый. Полуклетки трехлопастные, лопасти цельные или ветвящиеся на несколько порядков, с шипиками на концах (ил. 10, 2). Оболочка гладкая или шиповатая, пронизана сквозными порами. Хлоропласты осевые фуркоидные, с многочисленными пиреноидами; присутствуют по два в клетке. Зигоспоры шаровидные или эллиптические, с покрытой шипами оболочкой. Встречаются в кислых водоемах среди тихопланктона и бентоса. Род насчитывает 75 видов по всему миру.

***Mougeotia* C. Agardh**

Клетки цилиндрические, соединены в длинные, различные невооруженным глазом свободно плавающие или прикрепленные ризоидами нити (рис. 90; ил. 12, 1). Оболочка гладкая,

межклеточные перегородки гладкие. Хлоропласты осевые пластинчатые, с несколькими пиреноидами; присутствуют по одному в клетке. Конъюгация лестничная, конъюгационный канал обычно хорошо развитый, реже — отсутствует. Зигоспоры разнообразной формы, с трехслойной оболочкой. Встречаются в планктоне и бентосе разнотипных водоемов. Род насчитывает 140 видов по всему миру.

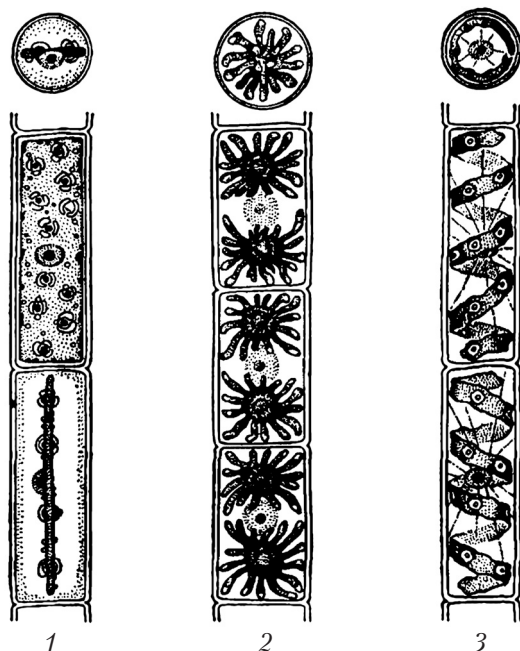


Рис. 90. Продольные и поперечные разрезы нитей
зигневых водорослей:

1 — *Mougeotia*; 2 — *Zygnema*; 3 — *Spirogyra* [по: Жизнь..., с. 315]

***Netrium* (Nägeli) Itzigsohn & Rothe**

Клетки одиночные, веретеновидные, со скругленными концами, у полюсов иногда наблюдаются терминальные вакуоли с кристалликами гипса (ил. 9, 1). Оболочка гладкая, лишенная пор. Хлоропласты осевые звездчатые, с шестью продольными гребнями и одним пиреноидом; присутствуют по два в клетке.

Зиготы шаровидные, с гладкой оболочкой. Встречаются на болотах среди зарослей водной растительности и мхов. Род насчитывает 10 видов по всему миру.

***Penium* Brébisson ex Ralfs**

Клетки одиночные, эллиптические. Оболочка трехслойная, сегментированная, покрыта мелкими, едва заметными штрихами и невидимыми в световой микроскоп порами (ил. 9, 2). Хлоропласты осевые звездчатые, с шестью продольными гребнями и одним пиреноидом; присутствуют по два в клетке. Зигоспоры разнообразной формы, с гладкой или покрытой шипами буроватой оболочкой. Встречаются в водоемах с кислой реакцией. Род насчитывает 16 видов по всему миру.

***Pleurotaenium* Nägeli**

Клетки одиночные, длинные, цилиндрические, легко перетянутые посередине. Полуклетки у основания вздутые (ил. 9, 5). Оболочка гладкая или волнистая, пронизанная сквозными порами, в некоторых случаях имеет венец гранул на полюсах, вблизи которых часто наблюдаются крупные терминальные вакуоли с кристалликами гипса. Хлоропласты постенные лентовидные, часто разделяющиеся на ромбовидные фрагменты. Зигоспоры шаровидные или эллиптические, с гладкой или покрытой шипами оболочкой. Встречаются как в кислых, так и в щелочных водоемах среди планктона и бентоса. Род насчитывает 50 видов по всему миру.

***Roya* West & G. S. West**

Клетки одиночные, длиной 22–195 мкм, удлинленно-цилиндрические, прямые или слабо изогнутые, с закругленными или усеченными концами. Хлоропласт осевой, с несколькими пиреноидами. Ядро парietальное, в боковой выемке хлоропласта. Половой процесс — конъюгация. Обычно в небольших количествах обитает в олиготрофных водоемах или в сфагновых болотах Европы, на территории бывшего Советского Союза, Северной и Южной Америки; иногда встречается в субаэральных средах обитания (на влажных камнях или среди мхов) в высокогорных условиях.

Spirogyra Link

Клетки цилиндрические, соединены в длинные, различные невооруженным глазом свободно плавающие или прикрепленные ризоидами нити (рис. 90; ил. 11, 3–6). Оболочка гладкая, межклеточные перегородки гладкие, складчатые или с дополнительной пектиновой кольцевой накладкой. Хлоропласты постенные лентовидные, спирально закручены вдоль продольной оси клетки либо почти параллельны ей. Конъюгация лестничная или боковая, конъюгационный канал хорошо развитый. Зигоспоры эллиптические, шаровидные, овальные, линзовидные, с трехслойной оболочкой. Встречаются в планктоне и бентосе разнотипных водоемов. Род насчитывает более 400 видов по всему миру.

Stauroastrum Meyen ex Ralfs

Клетки одиночные, от бирадиальных до плюрирадиальных, глубоко перетянутые. Синус широко открытый, с острой или скругленной вершиной. Углы эллиптических, треугольных, трапециевидных, прямоугольных и бокаловидных полуклеток вытянуты в бесцветные полые отростки с одним, двумя или тремя шипами на концах либо скруглены (ил. 10, 5). Оболочка гладкая либо разнообразно скульптурированная гранулами, шипами и зубцами. Хлоропласты осевые фуркоидные, с одним пиреноидом; присутствуют по два в клетке. Зигоспоры шаровидные или угловатые, с покрытой простыми или раздвоенными шипами оболочкой. Встречаются в бентосе и планктоне разнотипных водоемов. Род насчитывает 800 видов по всему миру.

Staurodesmus Teiling

Клетки одиночные, от бирадиальных до плюрирадиальных, глубоко перетянутые. Синус узколинейный или открытый, с острой или скругленной вершиной. Полуклетки несут по одному шипу на углах (ил. 10, 6). Оболочка гладкая, пронизанная порами. Хлоропласты фуркоидные осевые, с одним или двумя пиреноидами, реже — постенные пластинчатые. Зигоспоры шаровидные, эллиптические или кубические, с ямчатой либо

покрытой простыми шипами оболочкой. Встречаются в бентосе и планктоне разнотипных водоемов. Род насчитывает 100 видов по всему миру.

Xanthidium Ehrenberg ex Ralfs

Клетки одиночные, бирадиальные, глубоко перетянутые. Синус узколинейный или открытый, с острой или скругленной вершиной. Полуклетки эллиптические, трапециевидные, шестиугольные, на краях и углах несут парные или одиночные шипы (ил. 10, 4). Оболочка гладкая, пунктированная, часто покрыта крупными гранулами, сгруппированными на вздутии в центре полуклеток. Хлоропласты постенные пластинчатые, с одним или несколькими пиреноидами, либо осевые фуркоидные, с одним пиреноидом. Зигоспоры шаровидные, эллиптические или кубические, с ямчатой либо покрытой простыми или раздвоенными шипами оболочкой. Встречаются в бентосе и планктоне разнотипных водоемов. Род насчитывает 115 видов по всему миру.

Zygnema C. Agardh

Клетки цилиндрические, соединены в длинные, различимые невооруженным глазом свободно плавающие или прикрепленные ризоидами нити (рис. 90; ил. 12, 2). Оболочка гладкая, межклеточные перегородки гладкие. Хлоропласты осевые звездчатые, с одним пиреноидом; присутствуют по два в клетке. Конъюгация лестничная или боковая, конъюгационный канал обычно хорошо развитый, реже — отсутствует. Зигоспоры эллиптические, шаровидные, линзовидные, с трехслойной оболочкой. Встречаются в планктоне и бентосе разнотипных водоемов. Род насчитывает 139 видов по всему миру.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГРУПП ВОДОРΟΣЛЕЙ

1. Макроскопические водоросли, от 20 см до 1 м в длину, прикрепленные к субстрату, состоящие из осей, разделенных на междоузлия и узлы, из которых вырастают короткие боковые веточки; напоминают маленькие хвощи.....
..... Ключ для определения **Харовых водорослей** (с. 177)
- Микроскопические или макроскопические водоросли, но в последнем случае имеют иное строение и не напоминают хвощи **2**
2. Макроскопические водоросли в виде кустиковидно торчащих длинных, кишковидных, цилиндрических или уплощенных полых внутри лопастей, прикрепленные к субстрату или свободно плавающие ***Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) Link** (с. 88)
- Микроскопические водоросли. Колонии могут быть крупными и хорошо заметными, но не представляют собой полые кишковидные талломы **3**
3. Хлоропласты клеток (клетки) травяно-зеленого цвета..... **4**
- Хлоропласты клеток (или клетки) темно-зеленого, желтоватого, оранжевого, бурого, красноватого, синеватого, сероватого цвета **22**
4. Водоросль в виде разветвленного кустика с основным стволиком, междоузлиями и узлами, от которых отходят «веточки», образованные каплевидным клетками. Скопления водоросли напоминают лягушачью икру ***Batrachospermum*** (с. 64)
- Одноклеточные, колониальные или нитчатые водоросли, неветвящиеся или имеющие иной характер ветвления **5**
5. Нитчатые водоросли **6**
- Одноклеточные или колониальные водоросли **8**
6. Клетки мелкие, в них отсутствуют хлоропласты. Цвет клеток зеленый, но с оттенками голубоватого или серого. В нитях могут встречаться более крупные бесцветные клетки — гетероцисты, располагающиеся неравномерно по всей длине или базально. Виды без гетероцист обычно совершают плавные движения либо одеты

в хорошо заметный трубчатый чехол	
..... Ключ для определения Цианобактерий (с. 145)	
— Клетки с заметными полукольцевидными, овальными, спираль-	
видными, звездчатыми или уплощенными хлоропластами, травя-	
но-зеленые.....	7
7. Хлоропласт звездчатый, спиральный или пластинчатый. Половой	
процесс — конъюгация.....	
..... <i>Spirogyra, Zygnema, Mougeotia</i> и др. (с. 178)	
— Хлоропласт иной формы. Половой процесс — изогамия, анизо-	
гамия или оогамия.....	
..... Ключ для определения Зеленых водорослей (с. 154)	
8. Одноклеточные водоросли. Клетки могут быть подразделены пере-	
тяжкой на две полуклетки.....	9
— Колониальные водоросли.....	17
9. Клетки способны изменять форму.....	10
— Форма клетки постоянная.....	11
10. Клетки овальные с косо срезанной передней частью, из которой	
выходят два жгутика. На поверхности клетки имеется косая про-	
дольная борозда.....	
..... Ключ для определения Криптомонадовых водорослей*	
— Передняя часть клетки не косо срезанная. Жгутик один или два.	
На поверхности клетки нет крупной борозды, но развита мелкая	
орнаментация	
..... Ключ для определения Эвгленовых водорослей*	
11. Клетки подвижные (со жгутиками).....	12
— Клетки неподвижные (без жгутиков)	15
12. Клетки покрыты оболочкой-домиком, отчего кажутся коричне-	
ватыми. Домик с воротничком или горлышком в месте выхода	
жгутика..... Ключ для определения Эвгленовых водорослей*	
— Клетки не покрыты оболочкой-домиком	13
13. Клетки покрыты целлюлозной клеточной стенкой, на поверхности	
не заметна система штрихов. Клетки не имеют глотку в передней	
части. Глазок (если имеется) является частью хлоропласта.....	
..... Ключ для определения Зеленых водорослей (с. 154)	

* — здесь и далее см.: Водоросли: Эвгленовые, диатомовые, золотистые, желто-зеленые, криптофитовые и динофитовые (готовится к печати).

- Клетки покрыты оболочкой, заметной на поверхности в виде системы штрихов или бугорков. Клетки с глоткой (ампулой) в передней части. Глазок (если имеется) не является частью хлоропласта ..14
- 14. Клетки овальные с косо срезанной передней частью, из которой выходят два жгутика. На поверхности клетки имеется косая продольная борозда.....
..... Ключ для определения **Криptomonадовых водорослей***
- Передняя часть клетки не косо срезанная. Один или два жгутика. На поверхности клетки нет крупной борозды, но развита мелкая орнаментация.....
..... Ключ для определения **Эвгленовых водорослей***
- 15. Клетки разделены перетяжкой в центре на две полуклетки.....
..... Ключ для определения **Харовых водорослей (с. 177)**
- Клетки без перетяжек16
- 16. Клетки цилиндрические, серповидные, игловидные, овальные. Хлоропласты осевые, обычно по 2 или по 1. В центре клетки у большинства представителей имеется более светлая поперечная полоска, не занятая хлоропластами. Половой процесс — конъюгация
..... Ключ для определения **Харовых водорослей (с. 177)**
- Клетки разнообразной формы, от шаровидной с выростами, овальной до игловидной. Хлоропласты не осевые, у шаровидных клеток — чашевидные, у вытянутых — постенные. В центре клетки не заметно светлой полоски, разделяющей хлоропласты. Половой процесс (если известен) — изо-, анизо-, оогамия
..... Ключ для определения **Зеленых водорослей (с. 154)**
- 17. Водоросль под микроскопом выглядит как рыхлая сеточка, состоящая из шести-, пятиугольных «сот», стенки которых образованы цилиндрическими клетками.....
..... ***Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh. (с. 94)**
- Колонии водоросли не имеют вид сеточки18
- 18. Клетки со жгутиками19
- Клетки без жгутиков20
- 19. Клетки метаболические (способны изменять форму). Колонии древовидные со слизистыми «веточками»
..... Ключ для определения **Эвгленовых водорослей***
- Форма клетки постоянная. Клетки разнообразной формы, от шаровидной с выростами, овальной до игловидной. Колонии

- шаровидные, округлые, квадратные, пирамидальные или бесформенные Ключ для определения **Зеленых водорослей** (с. 154)
20. Клетки мелкие, в них отсутствуют хлоропласты. Цвет клеток зеленый, но с оттенками голубоватого или серого. Часто являются причиной цветения воды Ключ для определения **Цианобактерий** (с. 145)
- Клетки с хлоропластами, травяно-зеленые.....**21**
21. Клетки цилиндрические, серповидные, игловидные, овальные. Хлоропласты осевые, обычно по 2. В центре клетки имеется более светлая поперечная полоска, не занятая хлоропластами Ключ для определения **Харовых водорослей** (с. 177)
- Клетки разнообразной формы, от шаровидной с выростами, овальной до игловидной. Хлоропласты не осевые, у шаровидных клеток — чашевидные, у вытянутых — постенные. В центре клетки не заметно светлой полоски, разделяющей хлоропласты Ключ для определения **Зеленых водорослей** (с. 154)
22. Цвет клеток золотистый, желтоватый, буроватый**23**
- Цвет клеток грязно-зеленый, сероватый, синевато-зеленый, красноватый**34**
23. Водоросли нитчатой или сифональной (неклеточной) жизненных форм**24**
- Одноклеточные или колониальные формы**26**
24. Эпифитные, эпиксильные или эпилитные водоросли с короткими нитями и овальными или удлинёнными клетками, покрытыми простой клеточной стенкой **Trentepohlia** (с. 116)
- Водные водоросли с сифональным строением или клеточной стенкой, разламывающейся на *H*-образные фрагменты**25**
25. Водоросль с сифональной структурой..... **Vaucheria***
- Водоросль клеточного строения. Клеточная стенка разламывается на *H*-образные фрагменты..... **Tribonema***
26. Клетки окружены жестким панцирем или более мягкой оболочкой.....**27**
- Клетки не окружены панцирем или оболочкой, могут быть погружены в слизистый чехол**32**
27. Панцирь состоит из различной формы чешуек, несущих кремневые иглы или шипы, на нем нет поперечных и продольных борозд..... **Mallomonas***

- Панцирь разнообразного строения, у представителей с чешуйчатым панцирем отсутствуют иглы или шипы и имеются поперечная и продольная борозды.....**28**
- 28. Оболочка клетки имеет бокаловидную форму. Клетки свободно сидят внутри «бокальчиков»; одиночные или образуют древовидную колонию***Dinobryon, Pseudokephyrion****
- Оболочка или панцирь не бокаловидные, плотно окружают клетку**29**
- 29. Клетки окружены очень толстой оболочкой, в которой видны тонкие нити. Цвет водоросли красновато-оранжевый. Обычно развиты два одинаковых жгутика, реже клетка неподвижна
.....***Haematococcus pluvialis* Flotow (с. 93)**
- Оболочка вокруг клеток более тонкая, в ней не заметны тонкие нити**30**
- 30. Клетки шаровидные, овальные или вытянутые, покрыты коричневатой оболочкой — домиком. Домик с воротничком или горлышком в месте выхода жгутика, цельный, без борозд
..... Ключ для определения **Эвгленовых водорослей***
- Оболочка различной формы, без воротничка, орнаментирована, имеются поперечные и (или) продольные борозды. Жгутиков два или они отсутствуют**31**
- 31. Панцирь кремнеземный (не разрушается при прокаливании), образован двумя створками, надетыми друг на друга наподобие мыльницы. Створки за редким исключением двусторонне симметричные или округлые. У большинства представителей на одной или обеих створках развито удлиненное углубление — шов. Жгутики отсутствуют, но клетки подвижны (это менее заметно у прикрепленных форм) Ключ для определения **Диатомовых водорослей***
- Панцирь не кремнеземный (разрушается при прокаливании), состоит из многочисленных пластинок, заметных при увеличении. Панцирь имеет две борозды — поперечную, опоясывающую всю клетку, и продольную, которая протягивается не по всей длине клетки и неодинаково развита у разных представителей. Жгутиков два: один хорошо заметен, другой залегает в поперечной борозде панциря Ключ для определения **Динофитовых водорослей***
- 32. Клетки по несколько погружены в слоистый слизистый чехол, шаровидные или овальные. Колонии обычно наземные и макроскопические ***Palmella* (с. 103)**

- Клетки не погружены в слоистый слизистый чехол.....**33**
- 33. Клетки овальные с косой продольной бороздой и косо срезанной передней частью, из которой выходят два жгутика. Клетка имеет глотку
.....Ключ для определения **Криптомонадовых водорослей***
- Клетки различной формы, передняя часть (если таковую можно выделить) не срезана косо. Жгутиков один или два, один из которых часто перистый. Клетки не имеют глотки.....
.....Ключ для определения **Желто-зеленых и Золотистых водорослей***
- 34. Клетки окружены очень толстой оболочкой, в которой видны тонкие нити. Цвет водоросли красновато-оранжевый. Обычно развиты два одинаковых жгутика, реже клетка неподвижна.....
.....***Haematococcus pluvialis*** Flotow (с. 93)
- Оболочка вокруг клеток более тонкая, в ней не заметны тонкие нити**35**
- 35. Клетки мелкие, в них отсутствуют хлоропласты. Одноклеточные, колониальные или нитчатые формы. Нитчатые формы обычно неветвящиеся либо в нитях присутствуют крупные бесцветные клетки — гетероцисты.....
.....Ключ для определения **Цианобактерий** (с. 145)
- Клетки с хлоропластами. Нитчатые водоросли с нерегулярным или мутовчатым ветвлением, всегда без гетероцист**36**
- 36. Водоросль в виде разветвленного кустика с основным стволиком, междоузлиями и узлами, от которых отходят веточки, образованные каплевидными клетками. Представитель естественных альгоценозов.....***Batrachospermum*** (с. 64)
- Водоросль в виде темного (до черного) сильно ветвящегося кустика с нерегулярным ветвлением. Веточки толстые, образованы несколькими рядами клеток со слабыми перетяжками. Водоросль, развивающаяся в аквариумах.....***Compsopogon coeruleus*** (с. 64)

Ключ для определения Цианобактерий

1. Клетки одиночные **2**
 - Клетки в колониях или трихомах (нитях) **8**
2. Клетки отчетливо удлинённые, прикрепленные к субстрату. На конце клеток формируются экзоспores **Chamaesiphon gracilis** Rabenhorst
 - Клетки овальные, широкоовальные или палочковидные **3**
3. Клетки шаровидные, мелкие, с тонкой оболочкой. Делятся в трех направлениях. Могут образовывать небольшие колонии без общей слизи **4**
 - Клетки эллиптические (до цилиндрических), с закругленными концами. Деление происходит перпендикулярно длинной оси клетки **7**
4. Вид живет в слизи планктонной цианобактерии *Woronichinia naegeliana* **Synechocystis endobiotica** (Elenkin & Hollerbach) Elenkin
 - Виды живут свободно **5**
5. Диаметр клеток от 4,5–6 мкм .. **Synechocystis aquatilis** Sauvageau
 - Диаметр клеток менее 4,5 мкм **6**
6. Диаметр клеток менее 1 мкм **Synechocystis parvula** Perfiliev
 - Диаметр клеток 2,8–4,2 мкм **Synechocystis salina** Wisl.
7. Клетки шириной 1,4–2 мкм **Synechococcus elongatus** (Nägeli) Nägeli
 - Клетки шириной 5–16 мкм **Synechococcus aeruginosus** Nägeli
8. Трихомы или клетки собраны в колонии **9**
 - Нити или трихомы одиночные, простые или с ложным ветвлением **47**
 - Нити с настоящим ветвлением **Stigonema** (ил. 3, 2)
9. Колонии образованы трихомами **10**
 - Колонии образованы отдельными клетками (одноклеточными цианобактериями) **14**
10. Колонии состоят из различно ориентированных трихом. Трихомы четковидные, с гетероцистами и акинетами. Колонии от микро- до макроскопических **11**
 - Колонии состоят из параллельно ориентированных трихом **12**

11. Колонии шаровидные, макроскопические, 1–5 см в диаметре, с рыхло лежащими трихомами; ярко-сине-зеленые, оливковые, до черно-коричневых ***Nostoc pruniforme*** C. Agardh ex Bornet & Flahault
- Колонии долго остаются шаровидными, достигая величины вишни, позднее распростертые, неправильно лопастные, до 6–7 см в поперечнике, оливково-зеленые или желтые, до фиолетово-коричневых ***Nostoc commune* f. *sphaericum*** (Vaucher) Elenkin
12. Колонии состоят из гетерополярных трихом, имеющих базальные гетероцисты. Над гетероцистой формируется цилиндрическая акинета. Размер колонии от микроскопической до 8 мм ***Gloeotrichia echinulata*** P. G. Richter
- В средней части трихом клетки большего размера, к концам — длинные и узкие. Заканчиваются трихомы волосковидными бесцветными клетками **13**
13. Трихомы заканчиваются волосковидно-заостренными клетками. Акинеты до 19 мкм длиной ***Aphanizomenon elenkinii*** Kisselev
- Трихомы заканчиваются более узкими, чем посередине, но не волосковидно-заостренными клетками. Акинеты могут достигать 80 мкм ***Aphanizomenon flosaquae*** Ralfs ex Bornet & Flahault
14. Колонии состоят из удлинённых, продолговатых или булавовидных клеток **15**
- Колонии состоят из шаровидных или овальных клеток **20**
15. Клетки отчетливо удлинённые, булабовидные, прикрепленные к субстрату. На конце клеток формируются экзоспоры. Колонии микро- или макроскопические, могут иметь сферическую форму или быть плоскими ***Chamaesiphon gracilis*** Rabenhorst
- Клетки иной формы, не формируют экзоспор **16**
16. Клетки эллипсоидные, обратнойцевидные. После деления клетки какое-то время остаются соединенными друг с другом и образуют колонию характерной сердцевидной формы **17**
- После деления клетки отделяются друг от друга и имеют более вытянутую форму **18**
17. Клетки шириной 4–7,5 мкм ***Gomphosphaeria aponina*** Kützing
- Клетки шириной 1,2–2,5 мкм .. ***Gomphosphaeria lacustris*** Chodat
18. Клетки удлинённо-цилиндрические, с закругленными концами, расположенные параллельно друг другу. Колонии небольшие, удлинённые ***Rhabdoderma lineare*** Schmidle et Laut. emend. Hollerb.

- Клетки вытянутые, ланцетные или округлые, имеют слизистую ножку, которой они прикрепляются к другим организмам или подводным предметам19
- 19. Клетки группируются беспорядочно, на концах заостренные
..... *Dactylococcopsis raphidioides* Hansgirg
- Клетки группируются по 2–4 в ряд, на концах слабо утонченные
..... *Dactylococcopsis scenedesmoides* Nygaard
- 20. Колонии многоклеточные плоские21
- Колонии многоклеточные объемные, имеют шаровидную форму24
- = Колонии из двух клеток *Chroococcus* Nägeli (ил. 3, 3)
- 21. Клетки 3–6 мкм в поперечнике
..... *Merismopedia glauca* (Ehrenberg) Kützing
- Клетки до 3 (3,5) мкм в поперечнике22
- 22. Клетки менее 1 мкм в поперечнике
..... *Merismopedia minima* G. Beck
- Клетки более 1 мкм в поперечнике23
- 23. Клетки более 1,3–2,4 мкм в поперечнике
..... *Merismopedia tenuissima* Lemmermann
- Клетки более 2–3,5 мкм в поперечнике
..... *Merismopedia punctata* Meyen
- 24. Клетки, формирующие колонию, овальные, эллипсоидные или палочковидные, прямые или слегка изогнутые, с закругленными концами. Деление клеток происходит только в поперечном направлении, перпендикулярном к продольной оси25
- Клетки, формирующие колонию, сферические или слегка удлинённые29
- 25. Колонии студенистые, более или менее крепкие, четко оформленные. Клетки располагаются беспорядочно, их ширина 3–5 мкм....
..... *Aphanothece stagnina* (Sprengel) A. Braun
- Колонии мягкослизистые, часто бесформенные26
- 26. Клетки с газовыми вакуолями, колонии сложные
..... *Aphanothece elabens* (Brébisson ex Meneghini) Elenkin
- Клетки без газовых вакуолей, колонии простые27
- 27. Колонии большей частью продырявленные, клетки шириной 0,6–0,7 мкм *Aphanothece clathrata* West et G. S. West

— Колонии сплошные (непродырявленные), клетки шириной от 1 мкм и более	28
28. Клетки 0,8–2 мкм шириной.....	<i>Aphanothece saxicola</i> Nägeli
— Клетки 2–3,5 мкм шириной	<i>Aphanothece castagnei</i> (Kützing) Rabenhorst
29. Клетки располагаются по периферии колонии	30
— Клетки в колонии располагаются равномерно	35
30. Колония внутри имеет систему желатиновых нитей, на концах которых расположены сферические или слегка овальные клетки	<i>Snowella rosea</i> (J. W. Snow) Elenkin
— Желатиновые нити отсутствуют	31
31. Клетки шаровидные. Расположены в один слой на поверхности колонии	32
— Клетки иной формы.....	34
32. Клетки с газовыми вакуолями....	<i>Coelosphaerium dubium</i> Grunow
— Клетки без газовых вакуолей	33
33. Клетки 2,3–4 (5) мкм в диаметре	<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nägeli
— Клетки обычно 1 мкм (реже до 1,5 мкм) в диаметре	<i>Coelosphaerium minutissimum</i> Lemmermann
34. Клетки удлинённые, обратногрушевидные, расположены радиально, тупыми концами к центру. Слизь тонкая, незаметная	<i>Marssoniella elegans</i> Lemmermann
— Клетки эллипсоидальные или обратнойцевидные. Колониальная слизь радиально-волокнисто-трубчатого строения	<i>Woronichinia naegeliana</i> (Unger) Elenkin
35. Колония состоит из мелких шаровидных клеток, окруженных аморфной слизью. В клетках обычно имеются газовые вакуоли.....	36
— Колонии окружены мощным слизистым футляром. При делении каждая клетка образует свой слизистый футляр.....	41
36. Водоросль живет эндофитно в слизи других сине-зеленых водорослей	<i>Microcystis endophytica</i> (G. M. Smith) Elenkin
— Свободно живут в воде или на суше.....	37
37. Клетки с газовыми вакуолями.....	38
— Клетки без газовых вакуолей	40

38. Клетки 3–7 мкм в диаметре *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing
- Клетки не более 3 мкм в диаметре **39**
39. Колонии сложные, с несколькими дочерними колониями в общей оболочке *Microcystis ichthyoblabe* (G. Kunze) Kützing
- Колонии простые *Microcystis firma* (Kützing) Schmidle
40. Клетки не более 3,5 мкм в диаметре *Microcystis pulverea* (H. C. Wood) Forti
- Клетки 3–6 мкм в диаметре *Microcystis grevillei* (Berkeley) Elenkin
41. Колонии ясно оформленные, слизистые оболочки клеток обычно четкие **42**
- Колонии однородно-слизистые, часто неопределенной формы, слизистые оболочки клеток расплывающиеся **43**
42. Слизистые оболочки широкие, колонии преимущественно многоклеточные. Клетки 0,75–3 мкм в поперечнике *Gloeocapsa punctata* Nägeli
- Слизистые оболочки узкие, колонии из 2–4 (реже 8) клеток. Клетки 4–10 мкм в поперечнике *Gloeocapsa minuta* (Kützing) Hollerbach
43. Клетки расположены на большом расстоянии друг от друга (10–20 мкм) *Gloeocapsa minima* f. *smithii* Hollerbach
- Клетки в колониях расположены близко друг к другу **44**
44. Клетки от 6 мкм и более в поперечнике **45**
- Клетки менее 6 мкм в поперечнике **46**
45. Клетки от 6–12 мкм в поперечнике *Gloeocapsa limnetica* (Lemmermann) Hollerbach
- Клетки до 22 мкм в поперечнике *Gloeocapsa turgida* (Kützing) Hollerbach
46. Клетки 3–4,5 мкм в поперечнике *Gloeocapsa minor* (Kützing) Hollerbach
- Клетки не более 3 мкм в поперечнике *Gloeocapsa minima* (Keissler) Hollerbach
47. Трихомы цианобактерий с гетероцистами и акинетами **48**
- Трихомы цианобактерий без гетероцист и акинет **61**

48. Трихомы состоят из шаровидных или немного вытянутых клеток с более или менее глубокими перетяжками	49
— В средней части трихом клетки большего размера, к концам — длинные и узкие. Заканчиваются трихомы узкими бесцветными клетками	60
49. Акинеты не образуются.....	50
— Акинеты образуются	51
50. Клетки цилиндрические с перетяжками посередине, гетероцисты очень редки	<i>Anabaena constricta</i> (Szafer) Geitler
— Клетки обычно шаровидные, гетероцисты встречаются часто.....	<i>Anabaena circinalis</i> Rabenhorst ex Bornet & Flahault
51. Акинеты не связаны с гетероцистами, расположены на всем протяжении трихома	52
— Акинеты часто связаны с гетероцистами и располагаются с одной или двух сторон от них. Трихомы изогнутые или завернутые в правильную спираль	<i>Anabaena lemmermannii</i> P. G. Richter
52. Акинеты шаровидные, эллипсоидные или бочонковидные	53
— Акинеты более-менее цилиндрические	57
53. Клетки без газовых вакуолей	<i>Anabaena variabilis</i> Kützinger ex Bornet & Flahault
— Клетки с газовыми вакуолями	54
54. Трихомы завернуты в спираль	55
— Трихомы прямые или изогнутые	56
55. Акинеты широкояйцевидные	<i>Anabaena scheremetieviae</i> f. <i>ovalispora</i> Elenkin
— Акинеты шаровидные или эллипсоидальные	<i>Anabaena spiroides</i> Klebahn
56. Трихомы шириной 7–12 мкм	<i>Anabaena scheremetieviae</i> Elenkin f. <i>scheremetievii</i>
— Трихомы шириной 9–15 мкм. Иногда отсутствуют газовые вакуоли.....	<i>Anabaena planctonica</i> Brunthaler
57. Акинеты обычно прямые, трихомы слабо изогнутые, свободно плавающие, без газовых вакуолей	<i>Anabaena aequalis</i> Borge
— Акинеты несколько искривленные. Трихомы сильно изогнутые. Клетки с газовыми вакуолями	58

58. Трихомы одиночные *Anabaena circinalis* (Kütz.) Hansg.
 — Трихомы соединены в дерновинки **59**
59. Трихомы шириной 4–8 мк, длина клеток превышает ширину
 *Anabaena flosaquae* Brébisson ex Bornet & Flauhault
 — Трихомы шириной 8–14 мк, клетки шаровидные
 *Anabaena hassalii* Wittrock ex Lemmermann
60. Трихомы заканчиваются волосковидно-заостренными клетками.
 Акинеты длиной до 19 мкм *Aphanizomenon elenkinii* J. Kiss.
 — Трихомы заканчиваются узкими, но не волосковидными клетками.
 Акинеты могут достигать 80 мкм
 *Aphanizomenon flosaquae* (L.) Ralfs
61. Трихомы в левозакрученной спирали **62**
 — Трихомы линейные **63**
62. Трихомы с ясно различимыми поперечными перегородками, у поперечных перегородок сильно перешнурованы
 *Arthrospira (Spirulina) okensis* C. Meyer
 — Трихомы с неразличимыми перегородками
 *Arthrospira (Spirulina) laxa* (G. M. Smith) W. B. Crow
63. Трихомы имеют толстое слизистое влагалище (чехол) **64**
 — Слизистый чехол отсутствует или он нежный, легко исчезающий **67**
64. Трихомы имеют ложное ветвление одиночного или двойного типа *Plectonema notatum* Schmidle
 — Трихомы неветвящиеся **65**
65. Трихомы изогнуты в более или менее правильную спираль. Длина клеток 3–5 мкм *Lyngbya contorta* Lemmermann
 — Нити неправильно изогнутые или прямые **66**
66. Нити одиночные, свободно плавающие, шириной 1–1,5 мкм
 *Lyngbya limnetica* Lemmermann
 — Нити одиночные или образующие скопления, 2–3,5 мкм шириной *Lyngbya kuetzingii* Schmidle
67. Трихомы имеют нежный, слизистый, легко расплывающийся чехол; часто склеиваются в дерновинки **68**
 — Слизистый чехол отсутствует. Концы нитей способны к колебательным движениям **73**

68. Трихомы у поперечных перегородок явно перешнурованы; их концы не головчатые и клювообразно не согнутые.....**69**
- Трихомы у поперечных перегородок не перешнурованы; концы их часто клювообразно согнутые или головчатые.....**72**
69. Плазмодесмы парные. Ширина трихом 0,8–2,8 мкм.....
.....***Phormidium bijugatum*** Kongisser
- Плазмодесмы одиночные.....**70**
70. Трихомы к концам более или менее суженные, шириной 1–2 мкм***Phormidium tenue*** Gomont
- Трихомы к концам не сужаются.....**71**
71. Живут в воде или на суше, но не в слизи других организмов. Ширина трихом около 1,5 мкм.....***Phormidium foveolarum*** Gomont
- Живут в слизи других водорослей и водных животных. Нити короткие, 10–20 (50) мкм длиной
.....***Phormidium mucicola*** Nauman & Huber-Pestalozzi
72. Трихомы шириной 4–7,5 (9,5) мкм
.....***Phormidium ambiguum*** Gomont
- Трихомы шириной 15–18 мкм
.....***Phormidium cincinnatum*** Itzigsohn
73. Длина клеток не более чем в 3 раза меньше ширины, равна ей или превышает**74**
- Клетки очень короткие. Ширина в 3–11 раз превосходит длину ... **75**
74. Трихомы к концам не суживающиеся**78**
- Трихомы явно суживающиеся к обоим концам**87**
75. Трихомы очень короткие, 30–80 (100) мкм длиной
.....***Oscillatoria schroeteri*** (Hansgirg ex Hansgirg) Forti
- Трихомы значительно длиннее**76**
76. Трихомы прямые или изогнутые, но на концах не согнутые**77**
- Трихомы к концам более или менее согнутые. Конечные клетки плоско закругленные***Oscillatoria curviceps*** Ag.
77. Ширина трихом 10–11 мкм
.....***Oscillatoria tenuis*** C. Agardh ex Gomont
- Ширина трихом 11–23 мкм
.....***Oscillatoria limosa*** C. Agardh ex Gomont
78. Клетки обычно квадратные или их длина немного больше или меньше ширины**79**

- Длина клеток в 2–3 раза меньше или больше ширины83
- 79. Ширина трихом до 3 мкм. Клетки с блестящим зернышком в центре..... ***Oscillatoria planctonica*** Woloszynska
- Ширина трихом больше 3 мкм80
- 80. Ширина трихом 6–11 мкм81
- Ширина трихом менее 6 мкм82
- 81. Клетки с газовыми вакуолями ***Oscillatoria agardhii*** Gomont
- Клетки без газовых вакуолей
..... ***Oscillatoria irrigua*** Kützinger ex Gomont
- 82. Трихомы 3,4–4,5 мкм шириной
..... ***Oscillatoria granulata*** N.L.Gardner
- Трихомы 4,5–5,7 мкм шириной, у поперечных перегородок перешнурованные..... ***Oscillatoria tenuis*** f. ***woronichiana*** Elenkin.
- 83. Длина клеток в 1–3 раза меньше ширины84
- Длина клеток в 1–8 раз больше ширины85
- 84. Клетки явно бочонкообразные, с газовыми вакуолями
..... ***Oscillatoria lacustris*** (Klebahn) Geitler
- Клетки иной формы, невакуолизированные. Трихомы шириной 6–12 мкм, образуют дерновинки
..... ***Oscillatoria tenuis*** C. Agardh ex Gomont
- 85. Трихомы ярко-сине-зеленые (реже — голубовато-зеленые). Длина клеток в 2–7 раз больше ширины
..... ***Oscillatoria woronichinii*** Anissimova
- Трихомы от бледно-сине-зеленых до бесцветных86
- 86. Трихомы соединены в дерновинки
..... ***Oscillatoria geminata*** Schwabe ex Gomont
- Трихомы одиночные. У поперечных перегородок явно перешнурованные ***Oscillatoria limnetica*** Lemmermann
- 87. Трихомы по всей длине или только к концам слабо спирально извилистые ***Oscillatoria terebriformis*** C. Agardh ex Gomont
- Трихомы не спирально извилистые. Клетки почти квадратные, без газовых вакуолей ***Oscillatoria amoena*** Gomont

Ключ для определения Зеленых водорослей

1. Водоросль под микроскопом выглядит как рыхлая сеточка, состоящая из шести-, пятиугольных «сот», стенки которых образованы цилиндрическими клетками *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh.
— Колонии водоросли не имеют вид сеточки либо водоросль нитчатая, или клетки одиночные **2**
2. Нитчатые водоросли **3**
— Одноклеточные или колониальные водоросли **23**
3. Эпифитные или эпилитные водоросли с клетками красноватого или оранжевого цвета в коротких нитях *Trentepohlia* (с. 116)
— Обитатели водоемов. Клетки зеленого цвета **4**
4. Нити не ветвятся **5**
— Нити ветвятся **13**
5. Нити очень быстро распадаются на одиночные клетки или короткие фрагменты от 2 до нескольких клеток. Клетки веретеновидные, хлоропласт постенный *Koliella longiseta* (Vischer) Hindák
— Нити не распадаются на фрагменты, клетки неверетеновидные . **6**
6. Клетки имеют поперечные кольцевые валики и «колпачки», образующиеся в результате деления *Oedogonium acrosporum* De Bary ex Hirm
— Клетки без поперечных валиков и колпачков **7**
7. Клеточная стенка образована *H*-образными фрагментами, лучше всего заметными на концах нитей *Microspora tumidula* Hazen
— Клеточная стенка не образована *H*-образными фрагментами **8**
8. Клетка с одним или двумя протопластами. Слизистая масса между протопластом и поперечной клеточной стенкой имеет слоистую структуру *Binuclearia tectorum* (Kützinger) Berger ex Wichmann
— Протопласт одиночный в пределах клетки, слизистая масса между протопластом и поперечной стенкой отсутствует **9**
9. Хлоропласт сетчатый, визуально занимающий весь объем клетки. Толщина нитей более 40 мкм *Cladophora* (неразветвленные талломы) **22**
— Хлоропласт в виде незамкнутого кольца. Толщина нитей обычно менее 40 мкм *Ulothrix* **10**

10. Нити до 40 мкм толщиной.....
.....*Ulothrix zonata* (F. Weber & Mohr) Kützing
- Нити до 10 мкм толщиной.....**11**
11. Нити толщиной 2–4 мкм *Ulothrix limnetica* Lemmermann
- Нити толщиной 5–10 мкм**12**
12. Толщина клеток 5–7 мкм..... *Ulothrix variabilis* Kützing
- Толщина клеток 7–10 мкм... *Ulothrix tenerrima* (Kützing) Kützing
13. (4) Эпифитные или эпилитные водоросли с клетками в коротких нитях. В сырых местообитаниях.....*Trentepohlia* (с. 116)
- Настоящие водные водоросли. Клетки зеленого цвета.....**14**
14. Веточки на концах несут очень длинные волосовидные выросты с расширенным основанием.....
.....*Bulbochaete mirabilis* Wittrock ex Hirn
- Веточки без волосовидных выростов на концах.....**15**
15. Микроскопические водоросли длиной менее 100 мкм. Боковые веточки образуются как выросты клеток основных осей, без формирования перегородки между ними
.....*Microthamnion strictissimum* Rabenhorst
- Более крупные водоросли длиной более 1 см. Между базальной клеткой веточки и осевой клеткой образуются перегородки.....**16**
16. Таллом образован разветвленными ветвями, погруженными в толстый слизистый чехол. Колонии крупные, сферические
.....*Chaetophora elegans* (Roth) C. Agardh
- Таллом не имеет вид слизистых сферических колоний.....**17**
17. Основной ствол развит. Боковые веточки образуют односторонние мутовки*Draparnaldia plumosa* (Vaucher) C. Agardh
- Основной ствол не отчетливый, боковые веточки не мутовчатые**18**
18. Клетки с чашевидным хлоропластом. Филаменты менее 50 мкм в диаметре.....*Stigeoclonium* **19**
- Хлоропласты сетчовидные, заполняют почти весь объем клетки. Филаменты более толстые**21**
19. Восходящие нити плохо развиты, между ними находятся членистые волоски, вырастающие из бедных хлорофиллом клеток.....
.....*Stigeoclonium farctum* Berthold

- Восходящие нити хорошо развиты20
- 20. Главные ветви ветвятся дихотомически. Вторичные ветви заканчиваются очень длинным волоском
.....*Stigeoclonium fasciculare* Kützing
- Главные ветви ветвятся большей частью супротивно, но имеется очередное ветвление. Вторичные ветви заканчиваются острием или длинной щетинкой.....*Stigeoclonium tenue* (C. Agardh) Kützing
- 21. Колонии шаровидные. Веточки отходят нерегулярно, часто несколько от одной клетки
.....*Aegagropila sauteri* (Nees von Eisenbeck ex Kützing) Kützing
- Колонии не шаровидные. Веточки отходят регулярно, по одной от одной клетки *Cladophora* 22
- 22. Не прикрепленные к субстрату водоросли. Характер ветвления варьирует*Cladophora fracta* (O. F. Müller ex Vahl) Kützing
- Прикрепленные к субстрату водоросли. Основной ствол вы-
ражен.....*Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützing
- 23. (2) Макроскопические слизистые колонии червеобразной или шаровидной формы. Клетки шаровидные, расположены группами по 2 или 4 по периферии колонии *Tetraspora* 24
- Колонии микроскопические или клетки одиночные.....25
- 24. Колонии трубковидные, иногда сетчато прорванные, до 20 см длиной *Tetraspora lubrica* (Roth) C. Agardh
- Колонии вначале пузыревидные, затем бугристые
.....*Tetraspora gelatinosa* (Vaucher) Desvaux
- 25. Клетки со жгутиками26
- Клетки без жгутиков49
- 26. Клетки одиночные.....27
- Клетки собраны в колонии.....39
- 27. Жгутик один.....*Pedinomonas minor* Korschikov
- Жгутиков 4.....*Carteria* 28
- = Жгутиков 2.....29
- 28. Клетки эллипсоидные, размером 27×17 мкм, носик крестовидный*Carteria crucifera* Korschikov
- Клетки шаровидные, диаметром не более 16 мкм, носик не крестовидный..... *Carteria multifilis* (Fresenius) O. Dill

29. Жгутики отдалены друг от друга *Gloeomonas ovalis* Klebs
— Жгутики сближены **30**
30. Клетки покрыты сплюснутой оболочкой, состоящей из двух половинок, выглядящей как широкая кайма **31**
— Клетки не покрыты оболочкой **34**
31. Оболочка образует широкое крыло вокруг клетки. Протопласт занимает всю полость оболочки *Pteromonas* **32**
— Оболочка не образует широкого крыла. Протопласт не занимает всю полость оболочки *Phacotus* **33**
32. Крыло округлое, спереди срезанное. Размер клетки — $13-17 \times 9-20$ мкм *Pteromonas angulosa* (H. J. Carter) Lemmermann
— Крыло четырехугольное. Размер клетки — $19-33 \times 18$ мкм
..... *Pteromonas aculeata* Lemmermann
33. Клетки с одним пиреноидом
..... *Phacotus lenticularis* (Ehrenberg) Deising
— Пиреноидов несколько *Phacotus coccifer* Korschikov
34. Клетки узковеретеновидные *Chlorogonium* **35**
— Клетки шаровидные, овальные, цилиндрические, не веретеновидные *Chloromonas* и *Chlamydomonas* **36**
35. Пиреноидов много. Жгутики в 4–5 раз короче тела. Размер клетки — $25-100 \times 4-15$ мкм
..... *Chlorogonium euchlorum* (Ehrenberg) Ehrenberg
— Пиреноидов два. Жгутики примерно в 2 раза короче тела. Размер клетки — $20 \times 4-6$ мкм
..... *Chlorogonium elongatum* (P. A. Dangeard) Franc
36. Пиреноиды отсутствуют. Форма клеток от шаровидной до эллиптической. Носик отсутствует *Chloromonas paradoxa* Korshikov
— Пиреноид один **37**
37. Клетки грушевидные, длиной $14-26$ мкм, со слабо заметным носиком *Chlamydomonas ehrenbergii* Gorozhankin
— Клетки шаровидные **38**
38. Клетки диаметром $10-18$ мкм, со слабо заметным носиком. Глазок дисковидный *Chlamydomonas conferta* Korshikov
— Клетки диаметром $14-22$ мкм, без носика. Глазок округлый
..... *Chlamydomonas reinhardii* P. A. Dangeard

39. (26) Колонии уплощенные.....*Gonium pectorale* O. F. Müll.
— Колонии неуплощенные40
40. Колонии шаровидные. Клетки шаровидные или грушевидные, внешняя сторона клеток закругленная.....41
— Колонии не шаровидные, неправильно-звездчатые. Внешняя сторона клеток заостренная48
41. Колонии состоят из 500 и более клеток, расположенных по периферии. В центре могут развиваться дочерние колонии*Volvox* 42
— Колонии состоят из меньшего числа клеток, обычно 16–32.....44
42. Колонии состоят из нескольких тысяч клеток. Протопласты с толстыми радиальными отростками, звездообразные*Volvox globator* Linnaeus
— Колонии состоят из меньшего числа клеток, протопласты округлые.....43
43. Нитевидные отростки протопластов имеются.....*Volvox aureus* Ehrenberg
— Нитевидные отростки протопластов отсутствуют. Протопласты покрыты тремя оболочками.....*Volvox polychlamys* Korschikov
44. Колонии не покрыты слизистой оболочкой. Клетки обратногрушевидные, сильно оттянутые к центру колонии*Raciborskiella uroglenoides* Svirenko
— Колонии покрыты слизистой оболочкой45
45. Колонии обычно состоят из 32 клеток. Отдельные клетки покрыты оболочками*Eudorina elegans* Ehrenberg
— Колонии состоят из 16 (32) клеток, отдельные клетки не покрыты оболочками46
46. Клетки шаровидные или уплощенные вдоль поверхности колонии, центральная часть колонии без клеток.....*Volulina steinii* Playfair
— Клетки грушевидные, обратнотреугольные, расположены плотно*Pandorina* 47
47. Ценобии из 16 клеток, до 250 мкм длиной*Pandorina morum* (O. F. Müller) Bory
— Ценобии из 32 клеток, до 90 мкм длиной*Pandorina charkowiensis* Korschikov

48. Клетки с четырьмя жгутиками
 *Spondylomorom quaternarium* Ehrenberg
- Клетки с двумя жгутиками
 *Pyrobotrys casinoensis* (Playfair) P. C. Silva
49. (25) Клетки или колонии прикреплены к субстрату **50**
 — Клетки или колонии не прикреплены к субстрату **56**
50. Колониальные водоросли **51**
 — Одноклеточные водоросли **52**
51. Клетки образуют колонию, соединяясь слизистыми ножками; колония, таким образом, выглядит как маленькое деревце
 *Chlorangiella basiannulatum* (Skuja) P. C. Silva
- Колонии шаровидные со слоистым чехлом
 *Palmella miniata* Leiblein
52. На водных беспозвоночных. Клетка изогнуто-веретеновидная. Протопласт взрослых клеток сегментирован
 *Korshikoviella limnetica* (Lemmermann) P. C. Silva
- На водорослях или растительных остатках. Протопласт взрослых клеток не сегментирован **53**
53. Клетки прикрепляются к субстрату диском, который не является частью клеточной стенки
 *Characiocloris apiculata* Korschikov
- Клетки прикрепляются к субстрату диском, который является частью клеточной стенки *Characium* **54**
54. Клетки изогнутые, полулунные, с шиповидным отростком на верхушке, суженные в тонкую ножку. Размер клетки без ножки — (11,5) 25–33 (42) × 3,4–17 мкм
 *Characium ornitocephalum* A. Braun
- Клетки прямые **55**
55. Клетки с шиповидной верхушкой, закругленные у основания, суженные в короткую толстую ножку. Размер клетки без ножки — 16–33 (50) × 3–9,5 (20) мкм *Characium acuminatum* A. Braun
- Клетки с закругленной верхушкой и основанием, суженные в короткую, иногда слабо заметную ножку. Размер клетки — (14) 40–70 × 17–33 мкм *Characium sieboldii* A. Braun
56. (49) Клетки с шиповидными выростами (у ряда представителей шипики мелкие, развивающиеся на полюсах клеток). Клетки резко переходят в шиповидные выросты **57**

- Клетки без шиповидных выростов. Веретеновидные клетки могут постепенно утончаться и заканчиваться остро **117**
- 57. Клетки одиночные.....**58**
 - Клетки в колониях**91**
- 58. Клетки с двумя выростами.....**59**
 - Выростов более двух**67**
- 59. Клетки окружены ребристой оболочкой, заостренной с обоих концов, напоминающей оболочку семени. Протопласты отделяются от оболочки, они шаровидной (до эллипсоидной) формы.....
..... ***Desmatractum indutum* (Geitler) Pascher**
- Клетки не окружены ребристой оболочкой**60**
- 60. Клетки овальные, с двумя очень длинными выростами, ориентированными вдоль длинной оси клетки
..... ***Diacanthos belenophorus* Korschikov**
- Клетки веретеновидные, прямые или изогнутые, постепенно переходящие в выросты**61**
- 61. Шиповидные выросты одинаковые, C- или S-образно изогнутые, или прямые***Schroederia* 62**
- Шиповидные выросты разнотипные, верхний — простой, базальный — якоревидный или шпательевидный.....***Ankyra* 65**
- 62. Клетки прямые.....**63**
 - Клетки изогнутые.....**64**
- 63. Щетинки прямые. Размер клетки со щетинками — $60-200 \times 3-7$ мкм.....***Schroederia setigera* (Schröder) Lemmermann**
- Щетинки на концах изогнуты в противоположные стороны. Клетки со щетинками — $94-126 \times 3,6-5,8$ мкм.....
.....***Schroederia nitzschoides* (G. S. West) Korschikov**
- 64. Клетки спирально изогнутые, с изогнутыми щетинками. Клетки со щетинками размером $15-64,6 \times 4,5-7,5$ мкм
.....***Schroederia spiralis* (Printz) Korschikov**
- Клетки дуговидные, шиповидно заостренные на концах. Клетки со щетинками размером $30-140 \times 3-8$ мкм.....
.....***Schroederia robusta* Korschikov**
- 65. Основание клетки со шпательевидным или ланцетовидным образованием. Размер клеток — $60-130 (200) \times 2,5-6,1$ мкм.....
.....***Ankyra lanceolata* (Korschikov) Fott**

- Основание клетки с якоревидным образованием.....66
- 66. Хлоропласт со стигмой. Размер клеток — $16-45 \times 2,5-5$ мкм
.....*Ankyra ocellata* (Korschikov) Fott
- Хлоропласт без стигмы. Размер клеток — $30-75 \times 2-5,4$ мкм.....
.....*Ankyra judayi* (G. M. Smith) Fott
- 67. (58) Выросты длинные, существенно превышают по размеру клет-
ку. Клетки пирамидальные, с выростами на каждом конце.....
.....*Treubaria* 68
- Выросты короткие, не превышают или незначительно превышают
по размеру клетку71
- 68. Клетки с 3(4) отростками, основания которых плотно прилегают
к протопласту69
- Клетки с 4–8 отростками, их основания вздуты вокруг протопла-
ста.....70
- 69. Клетки без слизи.....*Treubaria setigera* (W. Archer) G. M. Smith
- Клетки со слизью.....*Treubaria triappendiculata* C. Bernard
- 70. Отростки по всей длине почти одинаковой толщины, сужены
только на верхушке, плотно прилегают к внутренней оболочке.
Протопласт округло-четыреугольный.....
.....*Treubaria crassispina* G.M.Smith
- Отростки заметно расширены у основания, неплотно прилегают
к внутренней оболочке, окружены слизью. Протопласт шаровид-
ный.....*Treubaria plactonica* (G. M. Smith) Korschikov
- 71. Клетки угловатые72
- Клетки не угловатые, шаровидные или овальные78
- 72. Клетки четырехугольные или пятиугольные, с пучками тонких
игольчатых выростов по углам
.....*Polyedriopsis spinulosa* (Schmidle) Schmidle
- Клетки двусторонне-симметричные, каждая половинка пирами-
дальная, с выростами по углам *Tetraëdron* 73
- 73. Клетки треугольные74
- Клетки четырех-, пятиугольные или тетраэдрические75
- 74. Клетки с сосочковидными утолщениями на полюсах, не вытянутые
на верхушках.....*Tetraëdron triangulare* Korschikov
- Клетки сильно оттянутые на верхушках.....
.....*Tetraëdron trigonum* (Nägeli) Hansgirg

75. Клетки в форме тетраэдра ***Tetraëdron regulare*** Kützing
— Клетки четырех-, пятиугольные **76**
76. Клетки подушковидные, со слегка вогнутыми сторонами, с сосочковидными придатками на полюсах
..... ***Tetraëdron minimum*** (A. Braun) Hansgirg
— Клетки лопастные, с шиповидными выростами на полюсах **77**
77. Клетки четырехугольные, лопасти вытянутые
..... ***Chlorotetraëdron incus*** (Teiling) Komárek & Kovácik
— Клетки пятиугольные, лопасти уплощенные
..... ***Tetraëdron caudatum*** (Corda) Hansgirg
78. Клетки эллипсоидные, реже — шаровидные и тогда с искривленными выростами. Водоросли со щетинками на полюсах вне зависимости от формы клеток — в этой тезе **79**
— Клетки шаровидные или широкоэллипсоидные, выросты прямые **87**
79. Выросты отходят от всей поверхности клеток, без расширения у основания ***Franceia tenuispina*** Korschikov
— Выросты отходят от верхушек клеток (у части видов также и экваториально), с расширениями у основания ***Lagerheimia* 80**
80. Клетки шаровидные, с 4 супротивно расположенными щетинками ***Lagerheimia chodatii*** C. Bernard
— Клетки овальные (до яйцевидных) **81**
81. Щетинки только на полюсах или субполярно **82**
— Щетинки как на полюсах, так и экваториально **86**
82. Клетки лимоновидные, с 4–8 щетинками на каждом полюсе
..... ***Lagerheimia citriformis*** (J. W. Snow) Collins
— Клетки овальные (до веретеновидных) **83**
83. На полюсах по 2 щетинки в одной плоскости
..... ***Lagerheimia genevensis*** (Chodat) Chodat
— Щетинок обычно больше, расположены в разных плоскостях... **84**
84. Щетинки не превышают длину клетки, по (2) 3–4 (5) на каждом полюсе ***Lagerheimia subsalsa*** Lemmermann
— Щетинки превышают длину клетки, по 4–8 (10) на полюсе **85**

85. Щетинки до 35 мкм длиной.....
.....***Lagerheimia ciliata*** (Lagerheim) Chodat
- Щетинки длиной 40–80 мкм.....
.....***Lagerheimia longiseta*** (Lemmermann) Printz
86. В экваториальной части 2 (3) щетинки, расположенные в одной плоскости.....***Lagerheimia wratislaviensis*** Schroeder
- В экваториальной части 3–4 вздутых у основания щетинки, расположенные в разных плоскостях.....
.....***Lagerheimia marssonii*** Lemmermann
87. (78) Выросты очень короткие, менее радиуса клетки, клеточная стенка скульптурирована.....***Trochiscia hystrix*** (Reinsch) Hansgirg
- Выросты длинные, равны или более диаметра клетки.....**88**
88. Клетки покрыты толстой коричневой оболочкой. Выросты очень тонкие
.....***Siderocystopsis punctifera*** (Bolochozew) Hegewald et Schnepf
- Оболочка прозрачная.....**89**
89. Выросты широкие у основания и утончающиеся к верхушке.....
.....***Golenkiniopsis solitaria*** (Korschikov) Korschikov
- Выросты не утолщенные у основания.....***Golenkinia* 90**
90. Клетки 10–15 мкм в диаметре, шипы — 25–45 мкм, многочислен-
ные***Golenkinia radiata*** Chodat
- Клетки 15–16 мкм в диаметре, шипы — 16 мкм, немногочислен-
ные***Golenkinia paucispina*** West et G. S. West
91. (57) Колонии плоские, из (2) 4–8 (16) клеток.....**92**
- Колонии шаровидные **115**
92. Колонии состоят из четырех клеток, квадратные, в центре часто
имеется отверстие. У каждой клетки от одного до семи выростов
.....***Tetrastrum* 93**
- Колонии обычно состоят из четырех (реже — более) клеток, рас-
положенных в ряд и соединенных своими длинными сторонами.
На краевых или средних клетках имеются выросты**94**
93. Клетки с 5–7 шипами на внешней стороне.....
.....***Tetrastrum staurogeniaeforme*** (Schroder) Lemmermann
- Клетки с 2 сильно неравными шипами на внешней стороне
.....***Tetrastrum heteracanthum*** (Nordstedt) Chodat

- = Клетки с 1 шипом на внешней стороне *Tetrastrum elegans* Playfair
- 94. Клетки с мелкими шиповидными выростами по всей поверхности, в апексах клеток или боковых рядах *Desmodesmus* 95
 - Клетки с 2, 4 или более длинными выростами, наиболее крупные из них располагаются диагонально-симметрично на краевых клетках 98
- 95. Клетка полностью покрыта мелкими шипиками
 - *Desmodesmus hystrix* (Lagerheim) E. Hegewald
 - Шипики апикальные либо также и в боковых рядах..... 96
- 96. Колонии зигзагообразные (или из 2 клеток), реже — прямые. Шипики образуются только апикально. На боковых поверхностях могут развиваться бородавочки *Desmodesmus denticulatus* (Lagerheim) S. S. An, T. Friedl & E. Hegewald
 - Колонии обычно прямые. Шипики как апикальные, так и на боковых поверхностях, либо на боковой поверхности развиваются ребра 97
- 97. На боковой поверхности развиваются шипики.....
 - *Desmodesmus serratus* (Corda) S. S. An, Friedl & E. Hegewald
 - На боковой поверхности развиваются ребра.....
 - *Desmodesmus brasiliensis* (R. J. Patel & Isabella) E. Hegewald
- 98. Клетки цилиндрической формы, могут расширяться сверху, имеют отверстия между продольными сторонами
 - *Desmodesmus perforatus* (Lemmermann) E. Hegewald
 - Колонии без отверстий между клетками 99
- 99. Колонии с двумя диагонально-симметричными шипами. Клетки цилиндрические, гладкие..... *Scenedesmus bicaudatus* Dedusenko
 - Колонии с четырьмя и более шипами 100
- 100. Шипы на клетках короткие, не превышающие ширины клеток...
 - *Desmodesmus microspina* (Chodat) Tsarenko
 - Шипы на клетках более длинные 101
- 101. Кроме четырех основных, на клетках дополнительно присутствуют крупные шипы 102
 - Кроме четырех основных, на клетках могут присутствовать очень мелкие шипики 106

102. Краевые клетки с двумя мутовками, состоящими из трех крупных шипов; центральные клетки с шипами, равными по длине основным..... ***Desmodesmus multicauda*** (Massjuk) P. Tsarenko
- Краевые клетки без мутовок шипов..... **103**
103. Дополнительные шипы развиваются только на одном полюсе каждой из центральных клеток, они сходны по размеру с основными, изогнутые..... ***Desmodesmus magnus*** (Meyen) Tsarenko
- Дополнительные шипы развиваются как на центральных, так и на боковых клетках..... **104**
104. Клетки цилиндрические, полюса конусовидно заужены, у периферических клеток прямая внешняя сторона и слегка загнутые наружу края ***Desmodesmus abundans*** (Kirchner) E. Hegewald
- Клетки эллипсоидной (до широкоовальной) формы, полюса закругленные, внешняя сторона наружных клеток выпуклая **105**
105. Шипы на внешней стороне краевых клеток короче основных ***Desmodesmus spinosus*** (Chodat) E. Hegewald
- Шипы на внешней стороне краевых клеток одинаковой длины с основными..... ***Desmodesmus subspicatus*** (Chodat) E. Hegewald et A. Schmidt
106. Ценобии с клетками, смещенными относительно поперечной оси и образующими 2 неотчетливых ряда. Шипы не превышают по размеру длины клеток ***Desmodesmus intermedius*** (Chodat) E. Hegewald
- Ценобии линейные..... **107**
107. Клетки с продольными рядами зубчиков, шипиков, прерванных или сплошных ребер..... **108**
- Клетки без продольных рядов зубчиков или ребер..... **110**
108. Клетки с продольными рядами зубчиков или шипиков..... ***Scenedesmus quadricauda* var. *lefevrii*** (Delandre) Dedusenko
- Клетки с рядами ребер **109**
109. Клетки цилиндрической (до овальной) формы, закругленные, параллельные друг другу ***Desmodesmus armatus*** (Chodat) E. Hegewald
- Клетки эллипсоидной (до веретеновидной) формы, краевые срезаются на верхушке, центральные часто расположены под углом... ***Desmodesmus opoliensis*** (P. G. Richter) E. Hegewald

110. Клетки гантелевидные, с оттянутой или утолщенной верхушкой
Desmodesmus protuberans (F. E. Fritsch & M. F. Rich) E. Hegewald
 — Клетки не гантелевидные **111**
111. Клетки, кроме основных шипов, имеют по 1–3 мелких шипика на полюсах
Desmodesmus caudatoaculeolatus (Chodat) Tsarenko
 — Клетки без шипиков или они одиночные **112**
112. Клетки эллипсоидной (до веретеновидной) формы, краевые срезаны на верхушке, центральные часто расположены под углом...
Desmodesmus opoliensis (P. G. Richter) E. Hegewald
 — Клетки овальные (до цилиндрических), все закругленные на верхушке, параллельные друг другу **113**
113. Шипы наружных клеток длинные, значительно превышают длину клетки, изогнутые
Desmodesmus magnus (Meyen) Tsarenko
 — Шипы наружных клеток немного превышают длину клетки, прямые или слабо изогнутые **114**
114. Внутренние клетки с покрывалом между полюсами
Desmodesmus communis (E. Hegewald) E. Hegewald
 — Внутренние клетки без покрывала
Scenedesmus quadricauda (Turpin) Brébisson
115. (91) Клетки широкообратнотреугольные, грушевидные, пирамидальные, соединены в шаровидные колонии слизистыми ножками. Каждая клетка с двумя или четырьмя выростами
Sorastrum spinulosum Nägeli
 — Клетки шаровидные или широкоэллипсоидные, соединены в плотные колонии, без слизистых ножек. Каждая клетка с одним или несколькими длинными шиповидными выростами
Micractinium **116**
116. Клетки шаровидные, каждая с 2–8, иногда — более, щетинками
Micractinium pusillum Fresenius
 — Клетки яйцевидные, каждая с 2–4 щетинками
Micractinium quadrisetum (Lemmermann) G. M. Smith
117. (56) Длина отдельной клетки в 2 и более раз превышает ширину (длина сильно изогнутых клеток считается по окружности).... **118**

- Длина клетки равна ширине или превышает ее менее чем в 2 раза **157**
- 118. Клетки заметно изогнутые **119**
 - Клетки прямые или уплощенно-овальные от взаимного давления..... **135**
- 119. Клетки с тупыми или слегка заостренными концами **120**
 - Клетки с заметно оттянутыми концами **126**
- 120. Клетки одиночные
 - ***Monoraphidium minutum*** (Nägeli) Komárková-Legnerová
 - Клетки образуют 2–8-клеточные колонии **121**
- 121. Клетки слабо изогнутые, прилегающие изогнутыми краями друг к другу, без слизистой оболочки; образуют 2–4-клеточные колонии..... ***Didymogenes palatina*** Schmidle
 - Клетки серповидно, кольцевидно или спирально изогнутые, расположены в колонии беспорядочно, окружены слизистой оболочкой **122**
- 122. Длина клеток примерно в 3 раза превышает ширину. Клетки подкововидные, кольцевидные, округлые в очертаниях **123**
 - Длина клеток превышает ширину в 6 и более раз. Клетки от серповидно до спирально изогнутых, не округлые в очертаниях **125**
- 123. Клетки окружены слизистым чехлом..... **124**
 - Клетки окружены сильно увеличенной оболочкой материнской клетки..... **174**
- 124. Клетки с закругленными краями, изогнуты почти в кольцо с малым отверстием..... ***Kirchneriella obesa*** (West) West & G. S. West
 - Клетки с заостренными краями, серповидные.....
 - ***Kirchneriella lunaris*** (Kirchner) Möbius
- 125. Концы клеток широко закругленные. Клетки спирально изогнутые
 - ***Raphidocelis contorta*** (Schmidle) Marvan, Komárek et Comas
 - Концы клеток головчатые или слабо оттянутые, клетки подкововидные до спирально изогнутых
 - ***Raphidocelis subcapitata*** (Korschikov) Nygaard et al.
- 126. (119) Клетки образуют колонии (по 4–8), крайние — луновидно изогнутые, центральные — прямые или изогнутые, правильно расположены в прямой или смещенный ряд **127**

- Клетки одиночные или в пределах колонии расположены беспорядочно..... **130**
- 127. Клетки ценобия почти прямые, веретеновидные до цилиндрических, наружные — со слабо отогнутыми наружу концами ***Tetradismus obliquus*** (Turpin) M. J. Wynne
- Наружные клетки ценобия сильно изогнутые..... **128**
- 128. Клетки широковеретеновидные, оттянутые в недлинные острия, образуют смещенную цепочку ***Acutodesmus bernardi*** (G. M. Smith) E. Hegewald, C. Bock & Krienitz
- Клетки узковеретеновидные, образуют прямую цепочку..... **129**
- 129. Клетки узковеретеновидные, с длинными бесцветными отростками ***Acutodesmus acuminatus*** (Lagerheim) P. M. Tsarenko
- Клетки веретеновидные, с короткими отростками..... ***Acutodesmus pectinatus*** (Meyen) Tsarenko
- 130. Клетки одиночные. Автоспоры в материнских клетках расположены последовательно..... ***Monoraphidium*** **131**
- Клетки в колониях. Автоспоры в материнских клетках расположены параллельно..... **133**
- 131. Клетки серповидно изогнутые ***Monoraphidium arcuatum*** (Korschikov) Hindák
- Клетки спирально изогнутые..... **132**
- 132. Клетки с 0,5–5 витками, 7–40 мкм длиной..... ***Monoraphidium contortum*** (Thuret) Komárková-Legnerová
- Клетки с 1–2 витками, 40–72 мкм длиной..... ***Monoraphidium irregulare*** (G. M. Smith) Komárková-Legnerová
- 133. Клетки спирально изогнутые, обвивающие друг друга ***Ankistrodesmus spiralis*** (W. B. Turner) Lemmermann
- Клетки полулунные..... ***Selenastrum*** **134**
- 134. Клетки серповидные (до полукругло изогнутых), объединенные по 2–4, беспорядочно перекрещенные ***Selenastrum gracilis*** Reinsch
- Клетки почти кольцевидно изогнутые, объединены по 4–8 в правильные тетраэдры..... ***Selenastrum bibraianus*** Reinsch
- 135. (118) Колонии окружены слизистым чехлом..... **136**
- Колонии не окружены слизистым чехлом..... **144**

136. Клетки расположены в ряд по 2 или по 4, прилегают друг к другу верхушками или (частично) длинными сторонами
..... *Elakatothrix genevensis* (Reverdin) Hindák
- Клетки собраны в группы по 4 или более (число, кратное 4), прилегают друг к другу длинными сторонами **137**
137. Колонии плоские **138**
- Колонии не плоские..... *Quadrigula* **143**
138. Клетки с папилловидным утолщением на апексах.....
..... *Scenedesmus apiculatus* Chodat
- Клетки без папилловидного утолщения на апексах..... **139**
139. Ценобии однорядные, прямые или смещенные..... **140**
- Ценобии двурядные **141**
140. Клетки эллипсоидно-цилиндрические
..... *Scenedesmus ellipticus* Corda
- Клетки эллипсоидно-яйцевидные
..... *Scenedesmus parvus* (G. M. Smith) Bourrelly
141. Ценобии сплошные, с плотно срастающимися клетками
..... *Scenedesmus disciformis* (Chodat) Fott & Komárek
- Ценобии перфорированные либо клетки срастаются субапикально и не соприкасаются краями..... **142**
142. Ценобии с сильно смещенными клетками, соприкасающимися только субапикально *Scenedesmus obtusus* Meyen
- Клетки в ценобии срастаются верхушками и боковыми сторонами..... *Scenedesmus arcuatus* (Lemmermann) Lemmermann
143. Клетки веретеновидные, по краям слегка зауженные и закругленные..... *Quadrigula pfitzerii* (Schröder) G.M.Smith
- Клетки цилиндрические, на концах тупо заостренные
..... *Quadrigula korshikovii* Komárek
144. (135) Клетки расположены в правильных или смещенных рядах, по 2–4 (8–16), прилегают друг к другу длинными краями, широковеретеновидные, овальные, цилиндрические..... **145**
- Клетки не расположены в правильных или смещенных рядах, реже образуют пучки; узкие, почти линейные **151**
145. Клетки веретеновидные, с оттянутыми в острие верхушками, гладкие..... *Tetradesmus obliquus* (Turpin) M. J. Wynne

- Клетки широкоовальные (до цилиндрических), без оттянутых верхушек, с бородавочками или ребром на поверхности **146**
- 146. Клетки в ценобиях расположены по 2..... **147**
- Клетки в ценобиях обычно расположены по 4–8..... **149**
- 147. Клетки широкоовальные, с гладкой оболочкой.....
..... ***Didymocystis planctonica*** Korshikov
- Клетки удлинненно-овальные, с бородавками на поверхности **148**
- 148. Клетки с бородавками, беспорядочно расположенными на поверхности.....***Didymocystis inermis*** (Fott) Fott
- Клетки с бородавочками расположены в 3 (2–6) ряда.....
..... ***Desmodesmus costatogranulatus*** (Skuja) E. Hegewald
- 149. Клетки с 1–4 продольными ребрами на поверхности и зауженными полюсами.....
..... ***Acutodesmus acutiformis*** (Schröder) Tsarenko & D. M. John
- Клетки без ребер, с бородавочками, с закругленными полюсами
..... **150**
- 150. Ценобии линейные. Длина клеток более 20 мкм
..... ***Desmodesmus granulatus*** (West & G. S. West) P. Tsarenko
- Ценобии двурядные. Длина клеток до 15 мкм.....
..... ***Verrucodesmus verrucosus*** (Y. V. Roll) E. Hegewald
- 151. (144) Клетки веретеновидные или с закругленными верхушками, не образуют колонии **152**
- Клетки образуют колонии **154**
- 152. В хлоропласте 2–8 пиреноидов. Длина клеток может варьировать от 12 до 150 мкм.....
..... ***Closteriopsis acicularis*** (G. M. Smith) Belcher et Swale
- Хлоропласт без заметных пиреноидов..... **153**
- 153. Концы клеток заостренные. Клетки 11–33 мкм длиной.....
Monoraphidium tortile (West & G. S. West) Komárková-Legnerová (у близкого ***Monoraphidium griffithii*** (Berkeley) Komárková-Legnerová клетки 50–72 мкм длиной)
- Концы клеток слабо зауженные и тупо закругленные. Клетки 32–62 мкм длиной
..... ***Monoraphidium obtusum*** (Korschikov) Komárková-Legnerová
- 154. Клетки образуют звездчатые колонии, прикрепляясь друг к другу верхушками..... ***Actinastrum*** **155**

- Клетки образуют звездчатые или пучковидные колонии. В звездчатых колониях клетки перекрещиваются в центральной части .
..... ***Ankistrodesmus* 156**
- 155. Клетки с закругленным проксимальным и зауженным дистальным концами ***Actinastrum hantzschii* Lagerheim**
- Оба конца клеток заостренные
..... ***Actinastrum fluviatile* (J. L. B. Schröder) Fott**
- 156. Клетки в колониях расположены крестообразно.....
..... ***Ankistrodesmus fusiformis* Corda**
- Клетки в колониях расположены пучками
..... ***Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs**
- 157. (117) Клетки собраны в округлые плоские ценобии, наружные клетки с «рожками» или выдающимися концами. Ценобии плотные или продырявленные ***Pediastrum* 158**
- Клетки не собраны в округлые плоские ценобии..... **165**
- 158. Краевые клетки без выемки по внешнему краю **159**
- Краевые клетки с выемкой по внешнему краю **161**
- 159. Краевые клетки с двумя отростками. Отростки бесцветные, тупые. Клетки 5-, 6-угольные, колонии непродырявленные.....
..... ***Pediastrum integrum* Nägeli**
- Краевые клетки с одним отростком, треугольные, с вогнутыми сторонами **160**
- 160. Ценобии без отверстий или с центральным отверстием
..... ***Pediastrum simplex* Meyen**
- Ценобии с многочисленными отверстиями
..... ***Pediastrum clathratum* (Schröder) Lemmermann**
- 161. Краевые клетки с четырьмя выростами. Ценобии 8–32-клеточные..... ***Pediastrum biradiatum* Meyen**
- Краевые клетки с двумя выростами..... **162**
- 162. Ценобии с многочисленными отверстиями
..... ***Pediastrum duplex* Meyen**
- Ценобии без отверстий **163**
- 163. Краевые клетки с неглубокой выемкой и шипиками (или без них) ***Pediastrum angulosum* Ehrenberg ex Meneghini**
- Краевые клетки с глубокой выемкой..... **164**

164. Выемки краевых клеток широкие, овальные. Ценобии 4–128-клеточные..... ***Pediastrum boryanum*** (Turpin) Meneghini
- Выемки краевых клеток узкие, треугольные. Ценобии 4–16-клеточные..... ***Pediastrum tetras*** (Ehrenberg) Ralfs
165. (157) Колонии с клетками, расположенными правильными квадратами, ромбами или в кубической структуре..... **166**
- Колонии с клетками, не образующими правильные квадратные, ромбовидные или кубические структуры..... **172**
166. Колонии плоские, образованы клетками, собранными в группы по 4. Планктонные водоросли..... **167**
- Колонии не плоские, образуют кубические скопления, иногда прорастающие в короткие филаменты в одну клетку толщиной. Эпифитные, эпилитные водоросли либо прикрепленные к каменистому субстрату под водой..... ***Desmococcus olivaceus*** (Persoon ex Acharius) J. R. Laundon
167. Колонии ромбовидные, клетки яйцевидные или бобовидные **168**
- Колонии квадратные, клетки округлые или треугольные..... **169**
168. Клетки яйцевидные (до овальных), сросшиеся только в верхней части..... ***Crucigeniella rectangularis*** (Nägeli) Komárek
- Клетки бобовидные, частично сросшиеся краями..... ***Crucigeniella apiculata*** (Lemmermann) Komárek
169. Клетки округлые или округленно-квадратные..... **170**
- Клетки треугольные..... **171**
170. Ценобии с отчетливым квадратным отверстием в центре, примерно равным диаметру клетки..... ***Crucigenia quadrata*** Morren
- Ценобии без отверстия или с очень маленьким отверстием в центре..... ***Tetrastrum triangulare*** (Chodat) Komárek
171. Клетки плотно прилегают друг к другу, не оставляя отверстия в середине квадрата..... ***Crucigenia tetrapedia*** (Kirchner) Kuntze
- Клетки с закругленными внутренними краями, в середине квадрата — отверстие..... ***Crucigenia fenestrata*** (Schmidle) Schmidle
172. (165) Группы клеток окружены или соединены клеточными оболочками материнских клеток..... **173**
- Группы клеток не окружены и не соединены клеточными оболочками материнских клеток (их фрагменты могут наблюдаться в слизистом чехле)..... **190**

173. Клетки заключены в постоянный чехол, образованный клеточной стенкой материнской клетки..... **174**
- Клетки не заключены в постоянный чехол. Остатки материнской клетки могут быть заметны, частично покрывая колонии или соединяя клетки **187**
174. Клетки изогнутые..... **175**
- Клетки прямые **177**
175. Хлоропласт с пиреноидом. Оболочка материнской клетки овальная ***Nephrocytium agardhianum* Nägeli**
- Хлоропласт без пиреноида. Оболочка материнской клетки изогнутая, сохраняет свою форму **176**
176. Клетки луновидно изогнутые
..... ***Nephrochlamys willeana* (Printz) Korschikov**
- Клетки круговидно изогнутые
..... ***Nephrochlamys rotunda* Korschikov**
177. Клетки в колонии расположены беспорядочно..... **178**
- Клетки расположены группами у полюсов или в ромбических скоплениях..... **186**
178. Хлоропласты вначале звездчатые, затем становятся сетчатыми..
..... ***Oonephris obesa* (West & G. S. West) Fott**
- Хлоропласты вогнутые (до дисковидных), от 1 и более..... **179**
179. Оболочка бородавчатая..... **180**
- Оболочка гладкая или с утолщениями на полюсах
..... ***Oocystis* 181**
180. Бородавки покрывают всю поверхность оболочки
..... ***Granulocystis verrucosa* (J. V. Roll) Hindák**
- Немногочисленные бородавки располагаются на полюсах и в экваториальной части.....
..... ***Granulocystopsis coronata* (Lemmermann) Hindák**
181. Клетки с 1–4 хлоропластами..... **182**
- Клетки более чем с 4 хлоропластами..... **185**
182. Клетки одиночные или в 2–16-клеточных колониях одной генерации, расположены плотно, беспорядочно или крестообразно. Освобождаются путем разрыва материнской оболочки **183**
- Клетки в колонии разных генераций, многочисленные, расположены рыхло. Освобождаются за счет ослизнения оболочки .. **184**

183. Вегетативные клетки овально-цилиндрические, дочерние клетки не соприкасаются, располагаются тетраэдрически. Хлоропластов 1–4..... ***Oocystis borgei*** J. W. Snow
- Вегетативные клетки эллипсоидные, дочерние клетки плотно соприкасаются. Хлоропласт один..... ***Oocystis parva*** West & G. S. West
184. Клетки удлинненно-овальные (до цилиндрических). Хлоропласт не доходит до краев клетки. Оболочка слоистая..... ***Oocystis submarina*** Lagerheim
- Клетки эллипсоидные. Хлоропласт выстилает всю клетку. Оболочка не слоистая..... ***Oocystis lacustris*** Chodat
185. Клетки широкоэллипсоидные, с полярными утолщениями, хлоропласты с пиреноидами..... ***Oocystis solitaria*** Wittrock
- Клетки овальные (до цилиндрических), без полярных утолщений, хлоропласты без пиреноидов..... ***Oocystis elliptica*** West
186. Группы из 4 клеток располагаются по полюсам оболочки..... ***Rayssiella curvata*** (Bohlin) Komárek
- Группы из 4 клеток располагаются в ромбическом ценобии с просветом в центре..... ***Willea irregularis*** (Wille) Schmidle
187. (173) Клетки соединены родительскими клеточными стенками в колонию, напоминающую 4-лучевую снежинку. Хлоропласт чашевидный..... ***Dictyosphaerium*** 188
- Колонии не напоминают снежинку, группы из 4 клеток беспорядочно соединяются друг с другом с помощью остатков клеточных стенок родительских клеток..... 189
188. Взрослые клетки сферические, диаметром 3,5–6 мкм..... ***Dictyosphaerium chlorelloides*** (Nauman) Komárek & Perman
- Взрослые клетки эллиптические, размером 7–9 × 5–7 мкм..... ***Dictyosphaerium anomalum*** Korschikov
189. Группы из 4 клеток образуют колонии, клетки соединены щитовидными стенками родительских клеток..... ***Quadricoccus verrucosus*** Fott
- Колонии состоят из большого числа клеток, группы из 4 клеток соединены петлевидными остатками материнских клеточных стенок..... ***Westella botryoides*** (West) De Wildeman
190. (172). Клетки образуют кубические скопления, иногда прорастающие в короткие филаменты в одну клетку толщиной. Эпифитные,

- эпилитные водоросли либо прикрепленные к каменистому субстрату под водой.....
-***Desmococcus olivaceus*** (Persoon ex Acharius) J. R. Laundon
- Клетки не образуют кубических скоплений..... **191**
191. Колонии шаровидные, с полостью внутри..... ***Coelastrum*** **192**
- Колонии не шаровидные либо без полости..... **197**
192. Клетки шаровидные..... ***Coelastrum microporum*** Nägeli
- Клетки эллипсоидные, грушевидные, трапециевидные, обычно с утолщениями на апикальном конце..... **193**
193. Клетки яйцевидные, соединительные отростки отсутствуют.....
- ***Coelastrum astroideum*** De Notaris
- Клетки эллипсоидные, 6-угольные, трапециевидные..... **194**
194. Клетки 6-угольные, трапециевидные.....
- ***Coelastrum sphaericum*** Nägeli
- Клетки эллипсоидные, с соединительными отростками..... **195**
195. Внешние клетки без апикальных отростков и утолщений, с двумя субапикальными выростами.....
- ***Coelastrum reticulatum*** (P. A. Dangeard) Senn
- Внешние клетки с апикальным отростком или утолщением.. **196**
196. Клетки с апикальным цилиндрическим отростком.....
- ***Coelastrum pulchrum*** Schmidle
- Клетки с утолщением выпуклой оболочки.....
- ***Coelastrum indicum*** W. B. Turner
197. (191) Клетки крупные, длиной 50–300 мкм, с многочисленными хлоропластами, расположенными радиальными рядами от центра клеток..... ***Eremosphaera gigas*** (W. Archer) Fott & Kalina
- Клетки более мелкие, хлоропласты немногочисленные..... **198**
198. Группы из 2–64 клеток погружены в слизистый чехол..... **199**
- Клетки не погружены в слизистый чехол..... **205**
199. Клетки расположены по периферии слизистого чехла. Колониальная слизь от бесцветной до коричневатой, часто распадается на отдельные части. Клетки широкоовальные.....
- ***Botryococcus braunii*** Kützing
- Клетки располагаются в центральной части колонии. Колониальная слизь не коричневатая, не распадается на отдельные части..... **200**

200. Группы из 2–4–8 клеток (реже — более), образуют одно-, двурядные плоские колонии ***Scenedesmus* 138**
 — Клетки образуют объемные колонии **201**
201. Клетки сферические или овальные, объединены в колонии по 2 и более, окружены очень толстым слоистым чехлом..... ***Chlamydocapsa ampla* (Kützing) Fott**
 — Слизистый чехол не слоистый..... **202**
202. Клетки объединены в колонии по 4, с двумя симметрично расположенными хлоропластами..... ***Oocystidium ovale* Korschikov**
 — Клетки объединены в колонии по 4–64. Хлоропласт один **203**
203. Клетки обычно многочисленные, объединены в колонии по 32–64, часто с примесью дочерних колоний. В слизи не заметно остатков материнских клеток. Размножение зооспорами..... ***Sphaerocystis planctonica* (Korschikov) Bourrelly**
 — Клетки обычно объединены в колонии по 4–32. В слизи присутствуют остатки материнских клеток (в старых колониях исчезающие). Размножение автоспорами **204**
204. Клетки шаровидные, расположены кольцевидно или группами по 8, оболочки материнских клеток расположены беспорядочно, быстро ослизняются ***Coenochloris fottii* (Hindák) Tsarenko**
 — Клетки эллипсоидные, расположены равномерно; остаток материнской клетки в виде одного бесформенного куса ***Coenochloris korshikoffii* Hindák**
205. (198) Группы из 2–4–8 клеток, реже — более, объединены в одно-, двурядные плоские колонии..... **145**
 — Клетки в объемных колониях **206**
206. Клетки шаровидные или широкоэллиптические, хлоропласты чашевидные, бокаловидные, шаровидные **207**
 — Клетки или оболочки эллиптические (до цилиндрических), хлоропласты постенные **210**
207. Клетки мелкие, до 5–10 мкм в диаметре, размножаются апланоспорами..... ***Chlorella* 208**
 — Клетки не менее 10 мкм в диаметре, размножение апланоспорами или зооспорами **209**
208. Клетки шаровидные, оболочка тонкая..... ***Chorella vulgaris* Beyerinck**

- Клетки эллиптические, оболочка толстая..... *Chorella ellipsoidea* Gerneck
- 209. Клетки образуют скопления. Зооспоры становятся сферическими в течение нескольких дней *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Meneghini
- Клетки одиночные. Зооспоры становятся сферическими немедленно по освобождении *Neochloris dissectum* (Korschikov) Tsarenko
- 210. Клетки окружены ребристой оболочкой, заостренной с обоих концов, напоминающей оболочку семени. Протопласты отделяются от оболочки, имеют шаровидную (до эллипсоидной) форму..... *Desmatractum indutum* (Geitler) Pascher
- Клетки эллипсоидные (до цилиндрических), окружены желтоватой клеточной стенкой, с коричневыми точками, окрашенными солями железа *Siderocelis ornata* (Fott) Fott

Ключ для определения Харовых водорослей

1. Таллом многоклеточный, разноритчатый, визуально можно выделить «стебли» и «листья». Водоросль по внешнему виду напоминает хвощ.....58
- Таллом многоклеточный, в виде неразветвленных нитей, либо одноклеточный 2
2. Клетки соединены в длинные нити..... 3
- Клетки одиночные, в некоторых случаях соединены в короткие, легко распадающиеся нити (1–5 клеток).....10
3. Длина клеток заметно больше, чем ширина. Перетяжка отсутствует 4
- Длина клеток равна ширине или немного больше ее. Перетяжка имеется8
4. Хлоропласты постенные, спирально закрученные (по 2–10 в клетке).....*Spirogyra* sp.
В районе биостанции особенно распространена *Spirogyra decimina* (O. F. Müller) Dumortier
- Хлоропласты осевые..... 5
5. Хлоропласты звездчатой формы, всегда по 2 в клетке ..*Zygnema* sp.

— Хлоропласты в виде пластинки.....	6
6. Клетки соединены в легко распадающиеся нити. Оболочка с мелкой орнаментацией.....	7
— Настоящая нитчатая водоросль. Оболочка без орнаментации.....	<i>Mougeotia sp.</i>
7. Концы клеток головчатые. Пиреноидов не более шести в хлоропласте.....	<i>Gonatozygon brebissonii</i> De Bary
— Концы клеток не головчатые. Пиреноидов до девяти в хлоропласте.....	<i>Gonatozygon monotaeium</i> De Bary
8. Клетки почти квадратные, перетяжка едва заметная.....	<i>Hyalotheca dissiliens</i> Brébisson ex Ralfs
— Клетки приплюснуты с полюсов, перетяжка ясно заметная.....	9
9. Клетки в нитях плотно прилегают полюсами друг к другу.....	<i>Desmidium swartzii</i> C. Agardh ex Ralfs
— Клетки соединяются тремя выростами на полюсах.....	<i>Desmidium aptogonum</i> Brébisson
10. Перетяжка отсутствует.....	11
— Перетяжка имеется.....	28
11. Клетки цилиндрические, одинаковой ширины по всей длине или головчато утолщены на концах, как правило, в коротких нитях, при распадении нитей — одиночные. Оболочка клеток с орнаментацией из мелких шипиков и бугорков, без борозд.....	7
— Клетка имеет наибольшую ширину в середине, к концам утончается. Орнаментация, если присутствует, иного характера.....	12
12. Хлоропласт один, пластинчатый, с боковой выемкой, в которой помещается ядро. Клетка 50–150 мкм длиной.....	<i>Roya obtusa</i> (Brébisson) West & G. S. West
— Хлоропластов два, ядро располагается между ними.....	13
13. Клетки вытянутые, серповидно согнутые или прямые.....	14
— Клетки ромбовидные или овальные.....	27
14. Клетки почти прямые либо легко согнутые на концах.....	15
— Клетки более или менее дугообразно согнуты.....	22
15. Клетки короткие, 28–93 мкм длиной, веретеновидной формы.....	<i>Closterium navicula</i> (Brébisson) Lütkenmüller
— Клетки более длинные (100–790 мкм длиной), широкие или узкие.....	16

16. Клетки узкие, с более или менее вытянутыми игловидными концами17
- Клетки с закругленными или усеченными концами19
17. Концы клетки вытянуты в очень длинные бесцветные отростки ...
..... ***Closterium rostratum*** Ehrenberg ex Ralfs
- Концы клетки вытянуты не так сильно18
18. Клетки веретеновидные, концы короткие, слегка скругленные и загнутые..... ***Closterium cornu*** Ehrenberg ex Ralfs
- Клетки веретеновидные, концы короткие и острые
..... ***Closterium prorum*** Brébisson
19. Клетки узкие (14–35(42)мкм шириной).....20
- Клетки широкие ((30)48–83 мкм шириной)21
20. Концы клетки усеченные, оболочка окрашенная, штриховатая
..... ***Closterium lineatum*** Ehrenberg ex Ralfs
- Концы клетки закругленные, оболочка бесцветная.....
..... ***Closterium praelongum*** Brébisson
21. Клетки почти прямые, оболочка бесцветная, гладкая. Концы усеченные..... ***Closterium acerosum*** Ehrenberg ex Ralfs
- Клетки слегка согнутые, с усеченными и утолщенными концами. Оболочка коричневая, покрыта грубыми бороздками
..... ***Closterium turgidum*** Ehrenberg ex Ralfs
22. Клетки крупные (150–580 мкм длиной)23
- Клетки более мелкие (40–90 мкм длиной)26
23. Пиреноиды в хлоропласте расположены хаотично.....
..... ***Closterium ehrenbergii*** Meneghini ex Ralfs
- Пиреноиды расположены вдоль оси хлоропласта24
24. Оболочка ребристая, концы усеченно-округлые
..... ***Closterium regulare*** Brébisson
- Оболочка гладкая25
25. Клетки широкие, концы скругленные
..... ***Closterium moniliferum*** Ehrenberg ex Ralfs
- Клетки узкие, концы заостренные, с хорошо заметной крупной порой у кончика ***Closterium dianaе*** Ehrenberg ex Ralfs
26. Клетки очень мелкие, сильно дугообразно согнутые, с одним или несколькими кристалликами гипса
..... ***Closterium incurvum*** Brébisson

- Клетки несколько слабее согнуты, на спинной стороне у концов имеется хорошо заметная пора ... *Closterium venus* Kützing ex Ralfs
- 27. Клетки веретеновидной или ромбовидной формы, крупные, размером $100\text{--}400 \times 30\text{--}120$ мкм, без перетяжки. Хлоропласты звездчатой формы, осевые, всегда по 2 в клетке *Netrium digitus* (Brébisson ex Ralfs) Itzigsohn et Rothe
- Клетки более мелкие, эллиптические или овальные, размером $35\text{--}79 \times 17\text{--}36$ мкм, со слабым срединным пережимом. Хлоропласты с цельным краем, с 4–6 продольными ребрами и одним центральным пиреноидом *Penium polymorphum* (Perty) Perty
- 28. Клетки при рассмотрении сверху овальные, прямоугольные, ромбические или веретеновидные. В некоторых случаях несут длинные шипы или отростки по краям и углам 29
- Клетки при рассмотрении сверху округлые 55
- 29. Полуклетки с цельным или волнистым краем, полукруглой, квадратной или треугольной формы 30
- Края полуклеток поделены на лопасти, либо несут шипы или отростки 39
- 30. Оболочка клеток гладкая 31
- Оболочка покрыта гранулами 35
- 31. Полуклетки эллиптические 32
- Полуклетки иной формы 33
- 32. Клетки крупные, со слегка утолщенной оболочкой на полюсах, синус узколинейный *Cosmarium depressum* Bailey
- Клетки мелкие, оболочка без утолщений, синус широкооткрытый *Cosmarium contractum* O. Kirchner
- 33. Полуклетки округлые или почковидные, с волнистыми краями ...
... *Cosmarium impressulum* Elfving / *Cosmarium crenulatum* Nägeli
- Полуклетки треугольные или многоугольные 34
- 34. Клетки средней величины, размером $26\text{--}47 \times 19\text{--}30$ мкм, ромбовидные в общих очертаниях *Cosmarium granatum* Brébisson ex Ralfs
- Клетки мелкие, размером $14\text{--}22 \times 15\text{--}22$ мкм, полуклетки шестиугольные или трапециевидные *Cosmarium regnellii* Wille
- 35. Клетки крупные ($40\text{--}110$ мкм) 36
- Клетки средней величины ($23\text{--}40$ мкм) 38

36. Полуклетки трапециевидные, по середине каждой из них расположено вздутие с крупными гранулами *Cosmarium formosulum* Hoff
- Полуклетки почковидные **37**
37. Клетки удлинненно-шестиугольные. Полуклетки трапециевидно-почковидные, покрытые по краям крупными бугорками *Cosmarium hornavanense* Gutwinski
- Признаки те же, клетки более округлых очертаний *Cosmarium botrytis* Meneghini ex Ralfs
38. Полуклетки прямоугольные, со скругленными углами, оболочка покрыта мелкими, собранными в ряды гранулами *Cosmarium punctulatum* Brébisson
- Полуклетки почковидные, с волнистыми краями, оболочка покрыта мелкими, неправильно расположенными гранулами *Cosmarium subprotumidum* Nordstedt
39. Края полуклеток разделены на лопасти **40**
- Края полуклеток цельные, несут шипы или отростки. Клетки при рассмотрении сверху — веретеновидные, треугольные или многоугольные **46**
40. Лопасты с шипами на концах, ветвятся на несколько порядков. Клетки звездобразной формы **41**
- Лопасты скругленные. Боковые лопасты разделяются только до второго порядка. Клетки многоугольных или округлых очертаний ... **43**
41. Лопасты третьего порядка очень тонкие и длинные *Micrasterias furcata* C. Agardh ex Ralfs
- Лопасты третьего порядка более толстые и короткие **42**
42. Клетки крупные, размером $230-380 \times 200-260$ мкм. Лопасты плотно сомкнутые друг с другом *Micrasterias rotata* Ralfs
- Клетки среднего размера, $85-128 \times 76-110$ мкм. Лопасты короткие, толстые, широкие, ветвятся до второго порядка *Micrasterias truncata* Brébisson ex Ralfs
43. Оболочка гладкая или бугорчатая, иногда с зубцами на полярных лопастях **44**
- Оболочка гранулированная **45**
44. Клетки очень крупные, размером $144-205 \times 74-107$ мкм; полуклетки пятилопастные, удлинненно-трапециевидные, с узкой выемкой на полярной лопасти *Euastrum oblongum* Ralfs

- Клетки мелкие, $40-65 \times 30-41$ мкм; полуклетки трехлопастные, с узкой выемкой на полярной лопасти, на внешних углах которой имеется по одному хорошо заметному шипику.....*Euastrum bidentatum* Nägeli
- 45. Клетки крупные, размером $93-114 \times 75-92$ мкм; полуклетки трапещиевидные, полярная лопасть без выемки, слегка вогнутая на вершине.....*Euastrum verrucosum* Ehrenberg ex Ralfs
- Клетки средней величины, размером $53-66 \times 43-59$ мкм, округлые в общих очертаниях. Полярная лопасть без выемки, на вершине почти прямая.....*Euastrum germanicum* (Schmidle) Willi Krieger
- 46. Полуклетки с длинными шипами, симметрично расположенными по внешнему краю47
- Полуклетки с полыми отростками или крупными одиночными шипами на углах, либо полностью покрыты мелкими шипами или гранулами48
- 47. Полуклетки многоугольных или полукруглых очертаний, несут по краю 6 пар шипов.....*Xanthidium cristatum* Brébisson ex Ralfs
- Полуклетки шестиугольных очертаний, несут четыре пары шипов *Xanthidium antilopaeum* Kützing
- 48. Полуклетки полностью покрыты мелкими шипами или гранулами.....49
- Полуклетки с полыми отростками или одиночными шипами на углах50
- 49. Полуклетки покрыты мелкими гранулами либо очень мелкими шипиками, иногда почти гладкие*Staurastrum brebissonii* W. Archer
- Полуклетки покрыты относительно длинными шипами.....*Staurastrum gladiusum* W. B. Turner
- 50. Полуклетки с длинными одиночными шипами на углах, перешеек удлинённый. Клетки мелкие, треугольные при рассмотрении сверху.....*Staurodesmus cuspidatus* (Brébisson) Teiling
- Полуклетки с длинными или короткими полыми отростками, с 3 маленькими шипами на концах.....51
- 51. Отростки длинные52
- Отростки короткие.....53

52. Клетки очень мелкие, треугольные при рассмотрении сверху. Отростки расходящиеся, с волнистой по всей длине оболочкой.....
.....*Staurastrum chaetoceros* (Schröder) G. M. Smith
- Клетки очень крупные, треугольные при рассмотрении сверху. Отростки параллельные, оболочка на их верхней стороне покрыта раздвоенными шипиками и зубцами.....
.....*Staurastrum manfeldtii* Delponte
53. Клетки мелкие или средней величины (21–29 × 21–43 мкм). Отростки параллельные. Оболочка мелкогранулированная
.....*Staurastrum polymorphum* Brébisson
- Клетки мелкие. Отростки расходящиеся или сходящиеся. Оболочка гладкая или волнистая, мелкопунктированная.....54
54. Отростки расходящиеся, иногда почти параллельные
.....*Staurastrum paradoxum* Meyen ex Ralfs
- Отростки сходящиеся*Staurastrum inflexum* Brébisson
55. Клетки очень крупные, 138–207 мкм длиной. Полуклетки конические, оболочка утолщенная, пронизанная хорошо различимыми порами*Actinotaenium turgidum* (Brébisson ex Ralfs) Teiling
- Полуклетки цилиндрические, сильно вытянутые, вздутые у основания, иногда со слегка волнистой оболочкой. Концы тупые, несут вакуоли с кристалликами гипса56
56. Клетки толстые, слегка сужающиеся, часто бочкообразно вздутые по середине каждой полуклетки. На верхушке полуклеток едва заметная «корона» гранул
.....*Pleurotaenium truncatum* (Brébisson ex Ralfs) Nägeli
- Клетки тонкие.....57
57. Верхушка полуклеток без гранул
.....*Pleurotaenium trabecula* Nägeli
- Верхушка полуклеток увенчана «коронкой» гранул
.....*Pleurotaenium ehrenbergii* (Ralfs) De Bary
58. «Стебли» и «листья» (иногда только «стебли») покрыты «корой». «Листья» неветвящиеся, с одноклеточными листочками в узлах .
.....*Chara globularis* Thuiller
- «Стебли» и «листья» не покрыты «корой». «Листья» вильчатые, с одно-, многоклеточными листочками в узлах*Nitella* L.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Автоспора — споры некоторых хлорококковых водорослей, образующихся бесполом путем внутри материнской клетки и схожие с ней по форме.

Акинеты (покоящиеся споры) — специализированные покоящиеся клетки с утолщенной оболочкой, способные длительное время находиться в состоянии покоя в неблагоприятных условиях среды; с их помощью осуществляется вегетативное размножение. Характерны для нитчатых зеленых и сине-зеленых водорослей.

Амебоидная форма организации таллома — лишенные твердой оболочки клетки, формирующие выросты — ризоподии.

Анизогамия (гетерогамия) — форма полового процесса, при котором происходит слияние подвижных гамет, различных по размеру; характерна для представителей *Chlamydomonas*.

Аноксигенный (или бескислородный) фотосинтез — процесс фотосинтеза, протекающий без выделения кислорода. К аноксигенному фотосинтезу способны пурпурные и зеленые бактерии, а также гелиобактерии.

Апланоспоры — особые формы неподвижных спор, лишенные жгутиков.

Бесполое (споровое) размножение — форма размножения, осуществляемая посредством зооспор или апланоспор.

Вегетативное размножение водорослей — разделение таллома водоросли на части без изменений в протопластах. Возможно деление одноклеточных форм на дочерние особи (десмидиевые, диатомовые), а также фрагментация таллома у нитчатых водорослей.

Гетероконтные клетки — клетки водорослей, несущие жгутики разной длины и формы.

Гетероталлические виды — раздельнополые организмы, для изогамного полового процесса которых характерно слияние гамет из разных талломов или колоний.

Гетеротрихальная (разнонитчатая) организация таллома — тип организации таллома, являющийся усложненным вариантом

трихальной (нитчатой) формы таллома. Характерно наличие двух видов нитей — стелющихся по субстрату и отходящих от них вертикальных.

Гетероцисты — специализированные клетки, в которых осуществляется процесс фиксации атмосферного азота.

Глазок (стигма) — органоид кирпично-красного цвета, образованный рядами гранул; содержит астаксантин. Глазок является частью хлоропласта (у эвгеновых — расположен вне пластид и связан со жгутиком).

Гомоталлические виды — обоеполые организмы, для изогамного полового процесса которых характерно слияние гамет из одного таллома или колонии.

Гормогонии — представляют собой короткие нити, отличающиеся рядом морфологических признаков от родительского трихома: они состоят из небольшого числа мелких, активно движущихся вегетативных клеток, иногда иной формы, чем клетки родительского трихома; могут содержать газовые вакуоли; никогда не окружены чехлом. Основное отличие гормогониев от зрелых и молодых трихомов — отсутствие гетероцист, даже если культура находится в среде, не содержащей связанного азота. Гормогонии служат для размножения ряда цианобактерий и их распространения на короткие расстояния благодаря скольжению по твердому субстрату или парению в толще воды.

Жгутики — органы движения водорослей, имеющие сложное строение в виде стержня, образованного пучком белковых микротрубочек (фибрилл), различно расположенных у разных представителей; снаружи жгутики покрыты мембраной.

Зооспоры — голые монадные клетки, посредством которых осуществляется бесполое размножение.

Изогамия — примитивная форма полового процесса, характеризующаяся слиянием морфологически схожих подвижных гамет.

Изоконтные клетки — клетки водорослей, несущие жгутики равной длины.

Карбоксисомы (полиэдральные тела) — компартменты в клетках бактерий, содержащие фиксирующие углерод ферменты. Они представляют собой многогранные однослойные белковые тела полиэдрической формы от 80 до 140 нанометров в диаметре; являются основной частью механизма концентрирования CO_2 ,

помогающего преодолеть неэффективность рибулозодифосфат-карбоксилазы (Рубиско) — главного фермента, лимитирующего скорость фиксации углерода в цикле Кальвина. Эти органеллы обнаружены во всех цианобактериях и многих хемотрофных бактериях, фиксирующих углекислый газ.

Клеточная стенка (оболочка) — внешняя структура, расположенная снаружи от плазмалеммы и состоящая из бесструктурного матрикса, включающего гемицеллюлозу, пектиновые вещества и целлюлозные микрофибриллы.

Коккоидная организация таллома — неподвижные, покрытые плотной оболочкой клетки, нередко собранные в колонии и ценобии.

Колонии — группы обычно одинаковых одноклеточных водорослей (за исключением *Volvox*), часто включающие определенное количество клеток; обычно окружены слизью и нередко способны к перемещению при помощи жгутиков (жгутиковые формы).

Конъюгация — характерная для конъюгат форма полового процесса, сопровождающегося слиянием содержимого двух вегетативных недифференцированных клеток.

Макрофиты — крупные водные растительные организмы.

Мастигонемы — сложноустроенные волосовидные образования, прикрепляющиеся к мембране жгутика.

Монадная форма таллома — обычно одноклеточные жгутиковые подвижные формы (жгутиконосцы), а также более сложные варианты, представленные подвижными колониями и ценобиями.

Нитчатая (трихальная) форма таллома — форма организации таллома, при которой происходит образование простых и разветвленных нитей клеток.

Оксигенный (или кислородный) фотосинтез — фотосинтез, сопровождающийся выделением кислорода в качестве побочного продукта. При оксигенном фотосинтезе осуществляется нециклический электронный транспорт, хотя при определенных физиологических условиях осуществляется исключительно циклический электронный транспорт. В качестве донора электронов при нециклическом потоке используется крайне слабый донор электронов — вода. Оксигенный фотосинтез распространен гораздо шире, чем аноксигенный. Характерен для высших растений, водорослей, многих протистов и цианобактерий.

Оогамия — форма полового процесса, сопровождающегося слиянием крупной, неподвижной, лишенной жгутиков яйцеклетки с мелкими жгутиковыми сперматозоидами. Характерна для монадных и коккоидных форм водорослей, но чаще встречается у водорослей с нитчатой и тканевой организацией таллома.

Перифитон — водоросли, обитающие на подводных стеблях и побегах водных растений.

Пиреноид — особое образование внутри хлоропласта эукариотических водорослей, являющееся местом запасания фермента рибулозобисфосфаткарбоксилазы и/или центром синтеза сахаров при помощи этого фермента.

Сарциноидная организация таллома — группы клеток зеленых водорослей, образующиеся в результате деления одной клетки и заключенные в оболочку материнской клетки.

Сифональная (сифоновая) организация таллома — крупные многоядерные талломы, лишенные клеточных перегородок.

Сифонокладальная организация таллома — нитчатые или иной формы многоклеточные талломы, образованные многоядерными клетками.

Строматолиты (от греч. *stroma*, род. падеж *stromatos*, — подстилка и *lithos* — камень) — это рифовые тонкослойчатые столбики или холмики различной формы, состоящие из карбоната кальция и песчано-глинистого материала. Строматолит образуется в результате жизнедеятельности сообщества цианобактерий. Сейчас настоящие строматолиты существуют только в Акульем заливе на западном побережье Австралии и на атлантическом побережье Багамских островов. Возраст древнейших строматолитов — 3,5 млрд лет.

Таллом (слоевище) — одноклеточное, многоклеточное или недифференцированное на клетки (многоядерное) тело водорослей.

Тканевая (паренхиматозная) организация таллома — пластинчатый таллом, образующийся в результате деления клеток не только в поперечном, но и в продольном направлении.

Фикобилисомы — это белковые комплексы (вплоть до 600 полипептидов) полудисковидной или полусферической формы, прикрепленные к мембранам тилакоидов. Они состоят из большого количества хромофоровых белков — фикобилипротеинов и объединены с ними связывающими белками. Фикобилисомы — это

светособирающие органеллы фотосистемы II у цианобактерий, красных водорослей и глаукофитов. Стандартные фикобилисомы отсутствуют у криптофитовых и тех представителей прохлорофитовых, у которых имеются фикобилипротеины. Связанный азот запасается в цианофициновых гранулах.

Фитобентос — совокупность растительных организмов, обитающих на поверхности грунта или в грунте водоема.

Фитопланктон — часть планктона, способная к осуществлению процесса фотосинтеза, включает различные группы свободно плавающих в толще воды водорослей и цианобактерий.

Хлоропласты (хроматофоры) — пигментсодержащие и светоотражающие органеллы, разнообразные по форме, в которых происходит процесс фотосинтеза. У большинства водорослей хлоропласты занимают постенное (париетальное) положение. Форма хлоропластов может быть чашевидная (*Chlamydomonas*), в виде кольца (*Ulothrix*), в виде полого цилиндра (*Oedogonium*), лентовидная (*Spirogyra*) или другая. Хлоропласт может быть одиночный, многочисленные хлоропласты обычно представлены в виде зерен и дисков.

Ценобий — форма скопления одноклеточных водорослей путем смыкания или срастания клеток, а также за счет общих стенок материнских клеток или их остатков. Является важным диагностическим признаком.

Цианофициновые гранулы — специфическое запасное вещество цианобактерий. Химический анализ показал, что они состоят из полипептида, содержащего аргинин и аспарагиновую кислоту в эквимольных количествах. Остов молекулы построен из остатков аспарагиновой кислоты, соединенных пептидными связями, а к ее бета-карбоксильным группам присоединены остатки аргинина. Для синтеза цианофицина необходимы затравка, молекулы АТФ, ионы K^+ и Mg^{2+} . Процесс не закодирован в иРНК и не связан с рибосомами.

Цисты — временная форма существования одноклеточной водоросли. Цисты покрыты слоем защитной оболочки, формируются в неблагоприятных условиях существования или на определенных этапах жизненного цикла.

Цитоплазма — полужидкое содержимое клеток; для клеток водорослей характерно постенное расположение цитоплазмы, которая окружает клеточную вакуоль.

Эвтрофикация водоемов — процесс обогащения водоемов органическими веществами различного происхождения, приводящий к повышению биологической продуктивности. В результате процесса эвтрофикации может происходить бурное развитие водорослей (цветение воды), водной и прибрежной растительности, что ведет к естественному зарастанию водоемов.

Эндосимбионты — организмы, существующие во внутриклеточном симбиозе с другими организмами.

Эпифиты — организмы, обитающие на поверхности камней.

Эпипелиты — организмы, ведущие придонный неприкрепленный образ жизни или стелющиеся по дну.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

Арбузова Л. Л., Левенец И. Р. Водоросли : учеб. пособие. Владивосток : Дальрыбвтуз : ИБМ ДВО РАН, 2010. 177с

Ботаника : курс альгологии и микологии / Ю. Т. Дьяков (ред.) М. : Изд-во МГУ, 2007. 559 с.

Бутакова Е. А., Станиславская Е. В. Перифитон бассейна реки Исеть (Свердловская область) // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 9. С. 1420–1436.

Водоросли : справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк и др. Киев : Наук. думка, 1989. 608 с.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Пресноводные водоросли и их изучение: Определитель пресноводных водорослей СССР. Общая часть. М. : Сов. наука, 1951. 199 с.

Голлербах М. М., Зауер Л. М. Методы изучения водорослей в растительных сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 399–411.

Горбунова Н. П. Альгология. М. : Высш. шк., 1991. 256 с.

Жизнь растений. М. : Просвещение, 1977. Т. 3 : Водоросли. Лишайники. 487 с.

Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л. : Наука, 1969. Т. 1. 657 с.

Косинская Е. К. Мезотениевые и гонатозиговые водоросли // Флора споровых растений СССР. Т. 2 : Конъюгаты, или сцеплянки. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. 159 с.

Лемеза Н. А. Альгология и микология: практикум : учеб. пособие. Минск : Вышэйш. шк., 2008. 200 с.

Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань : Изд-во Импер. ун-та, 1909. 102 с.

Одум Ю. Экология. М. : Мир, 1986. Т. 1. 328 с. ; Т. 2. 376 с.

Определитель низших растений. Водоросли / под общ. ред. Л. И. Курсанова. М. : Сов. наука, 1953. Т. 1. 396 с. ; Т. 2. 312 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2 : Синие-зеленые водоросли. М. : Сов. наука, 1953. 652 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л. : Наука, 1982. Т. 11 (2). 620 с.

Рундина Л. А. Зигнемовые водоросли России (Chlorophyta: Zygnemato-phyceae, Zygnematales). СПб. : Наука, 1998. 351 с.

Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М. : Университет и школа, 2003. 155 с.

Садчиков А. П., Кудряшов М. А. Гидробиотика: прибрежно-водная растительность : учеб. пособие для вузов. М. : Издат. центр «Академия», 2005. 240 с.

Седова Т. В. Кариология водорослей. СПб. : Наука, 1996. 386 с.

Снитко Л. В. Многолетний мониторинг фитопланктонных сообществ озера Турояк // Изв. Челяб. науч. центра. 2002. Вып. 1 (14). С. 67–68.

Снитко Л. В. Экология и сукцессии фитопланктона озер Южного Урала Миасс: ИГЗ и НИСО УрО РАН, 2009. 376 с.

Снитко Л. В., Рогозин А. Г. К оценке структурной организации фитопланктона озера Большое Миассово (Южный Урал) // Экология. 2002. № 6. С. 426–431.

Снитко Л. В., Сергеева Р. М. Водоросли разнотипных водоемов восточной части Южного Урала. Миасс : ИГЗ и НИСО УрО РАН, 2003. 166 с.

Снитко Л. В., Снитко В. П. Многолетние изменения фитопланктона Аргазинского водохранилища (Южный Урал) // Водные ресурсы. 2015. Т. 42, № 2. С. 212–221.

Топачевский А. В., Масюк Н. П. Пресноводные водоросли Украинской ССР. Киев : Вища шк., 1984. 336 с.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М. : Изд-во МГУ, 1979. С.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев : Наук. думка, 1990. 208 с.

Ярушина М. И., Танаева Г. В., Еремкина Т. В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург : УрО РАН, 2004. 307 с.

Adam B., Klawonn I., Svedén J. et al. N₂-fixation, ammonium release and N-transfer to the microbial and classical food web within a plankton community // The ISME Journal. 2016. Vol. 10. P. 450–459.

Ask A Biologist // askabiologist.asu.edu : [site]. URL: askabiologist.asu.edu/collecting-algae-lab (accessed: 13.09.2016).

Belnap J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA // Biology and fertility of soils. 2002. Vol. 35. P. 128–135.

Berman-Frank I., Cullen J. T., Shaked Y. et al. Iron availability, cellular iron quotas, and nitrogen fixation in *Trichodesmium* // Limnology and Oceanography. 2001. Vol. 46 (6). P. 1249–1260.

Bocchi S., Malgioglio A. Azolla-Anabaena as a Biofertilizer for Rice Paddy Fields in the Po Valley, a Temperate Rice Area in Northern Italy // International Journal of Agronomy. 2010. P. 1–5. doi:10.1155/2010/152158.

Bold H. C. Morphology of Plants. N. Y. : Harper and Row, 1973. 668 p.

Bolin B., Degens E. T., Kempe S., Ketner P. The Global Biogeochemical Carbon Cycle // The global carbon cycle. SCOPE 13. N. Y. : John Wiley, 1977. P. 491.

Brook A. J. The biology of desmids. Oxford; London; Edinburg; Boston; Melburn: Blackwell Scientific Publications, 1981. 276 p. (Botanical Monographs; vol. 16).

Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society. 1998. Vol. 73, № 3. P. 203–266.

Cavalier-Smith T. Membrane heredity and early chloroplast evolution // Trends in Plant Science. 2000. Vol. 5, № 4. P. 174–182.

Charophytes // charophytes.com : [site]. URL: http://www.charophytes.com/cms/index.php?option=com_content&view=article&id=52&Itemid=65 (accessed: 13.09.2016).

Dodge J. D. The fine structure of algal cells. N. Y.: Academic Press, 1973. 261 p.

Dvořák P., Casamatta D. A., Pouličková A. et al. Synechococcus: 3 billion years of global dominance // Molecular Ecology. 2014. Vol. 23 (22). P. 5538–5551.

Fykologická laboratoř na katedře botaniky Přírodovědecké fakulty JU v Českých Budějovicích // sinicearasy.cz: [site]. URL: <http://www.sinicearasy.cz/134/Chlorarachniophyta> (accessed: 13.09.2016).

Gantt E. Pigmentation and photoaccumulation // Biology of the red algae. N. Y.: Cambridge university press, 1990. P. 203–219.

Garbary D. J., Gabrielson P. W. Taxonomy and evolution // Cole K. M., Sheath R. G. [Eds.] Biology of the Red Algae. N. Y.: Cambridge University Press, 1990. P. 477–498.

Guiry M. D. How many species of algae are there? // Journal of Phycology. 2012. Vol. 48. P. 1057–1063. doi:10.1111/j.1529-8817.2012.01222

Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway, 2016 // algaebase.org: [site]. URL.: <http://www.algaebase.org> (accessed: 13.09.2016).

Hackett J. D., Anderson D. M., Erdner D., Bhattacharya D. Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment // American journal of botany. 2004. Vol. 91, № 10. P. 1523–1534.

Hallegraeff G. M., Anderson D. M., Cembella A. D., Enevoldsen H. O. Manual on Harmful Marine Microalgae. Unesco, 2003. 793 p.

Herdman M., Castenholz R. W., Waterbury J. B., Rippka R. Form-genus XIII. Synechococcus. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. Vol. 1: The Archaea and the Deeply Branching and Phototrophic Bacteria. 2nd edn / D. R. Boone, R. W. Castenholz, G. M. Garrity (Eds.). N. Y.: Springer Publishers, 2001. P. 508–512.

Ikeuchi M., Tabata S. Synechocystis sp. PCC 6803 — a useful tool in the study of the genetics of cyanobacteria // Photosynthesis Research. 2001. Vol. 70, № 1. P. 73–83.

Jangoux M. Diseases of Echinodermata. I. Agents microorganisms and protists // Dis. Aquat. Org. 1987. Vol. 2. P. 147–162.

Kaneko T., Sato S., Kotani H. et al. Sequence analysis of the genome of the unicellular cyanobacterium Synechocystis sp. Strain PCC6803. II. Sequence determination of the entire genome and assignment of potential protein-coding regions // DNA research: an international journal for rapid publication of reports on genes and genomes. 1996. Vol. 3, № 3. P. 109–136.

Keeling P. J. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts // American Journal of Botany. 2004. Vol. 91, № 10. P. 1481–1493.

Komárek J. *Cyanoprokaryota*. 1. Chroococcales // Sübwasserflora von Mitteleuropa. 2008. Vol. 19/1. 548 p.

Komárek J., Kastovsky J., Mares J., Johansen J. R. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) // Preslia. 2014. Vol. 86. P. 295–335.

Kurina L. M., Vitousek P. M. Nitrogen fixation rates of *Stereocaulon vulcani* on young Hawaiian lava flows // Biogeochemistry. 2001. Vol. 55. P. 179–194.

Lea-Smith D. J., Ross N., Zori M. et al. Thylakoid Terminal Oxidases Are Essential for the Cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 to Survive Rapidly Changing Light Intensities // Plant Physiology. 2013. Vol. 162, № 1. P. 484–495.

Leliaert F., Verbruggen H., Zechman F. W. Into the deep: New discoveries at the base of the green plant phylogeny // Bioessays. 2011. Vol. 33. P. 683–692.

Leliaert F., Smith D. R., Moreau H. et al. Phylogeny and molecular evolution of the green algae // Critical Reviews in Plant Sciences. 2012. Vol. 31. P. 1–46. doi:10.1080/07352689.2011.615705.

Lewis L. A., McCourt R. M. Green algae and the origin of land plants // American Journal of Botany. 2004. Vol. 91, № 10. P. 1535–1556.

Margulis L. The origin of plant and animal cells: the serial symbiosis view of the origin of higher cells suggests that the customary division of living things into two kingdoms should be reconsidered // American Scientist. 1971. Vol. 59, № 2. P. 230–235.

Mereschkowsky C. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche // Biol. Zentr.-Bl. 1905. Bd. 85, № 18. S. 593–604.

Moore M. R., Seawright A. A., Chiswell R. R. et al. The cyanobacterial toxin, cylindrospermopsin: Its chemical properties and toxicology // Hum. Exp. Toxicol. 1998. Vol. 17. P. 503.

Nadis S. The Cells That Rule the Seas // Scientific American. 2003. Vol. 289, № 6. P. 52–53.

Nowack E. C. M., Melkonian M., Glöckner G. Chromatophore genome sequence of *Paulinella* sheds light on acquisition of photosynthesis by eukaryotes // Current Biology. 2008. Vol. 18. P. 410–418.

Odum E. P. Basic ecology. Philadelphia : Saunders College Publishing, 1983. 513 p.

Ogawa T., Kaplan A. Inorganic carbon acquisition systems in cyanobacteria // Photosynthesis Research. 2003. Vol. 77, № 2–3. P. 105–115.

Palenik B., Brahamsha B., Larimer F. W. et al. The genome of a motile marine *Synechococcus* // Nature. 2003. Vol. 424, № 6952. P. 1037–1042.

Palinska K. A., Liesack W., Rhiel E., Krumbein W. E. Phenotype variability of identical genotypes: the need for a combined approach in cyanobacterial taxonomy demonstrated on *Merismopedia*-like isolates // Archives of Microbiology. 1996. Vol. 166, № 4. P. 224–233.

Ploug H., Musat N., Adam B. et al. Carbon and nitrogen fluxes associated with the cyanobacterium *Aphanizomenon* sp. in the Baltic Sea // The ISME journal. 2010. Vol. 4, № 9. P. 1215–1223.

Protist Information Server. Databases // <http://protist.i.hosei.ac.jp> : [site]. URL: <http://protist.i.hosei.ac.jp> (accessed: 13.09.2016).

Rowan K. S. Photosynthetic pigments of algae. N. Y. : Cambridge university press, 1989. 334 p.

Saunders G. W., Hommersand M. H. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data // American journal of botany. 2004. Vol. 91. P. 1494–1507.

Schapiro I. Ultrafast photochemistry of *Anabaena* Sensory Rhodopsin: Experiment and theory // Biochimica et Biophysica Acta. 2014. Vol. 1837, № 5. P. 589–597.

Sheath R. G., Hambrook J. A. Freshwater ecology // Biology of the red algae. N. Y. : Cambridge university press, 1990. P. 423–453.

The Center for Freshwater Biology (CFB) // <http://cfb.unh.edu> : [site]. URL: http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Cyanobacteria/cyano_colonies/MERISMOPEDIA/Merismopedia_Image_page.html (accessed: 13.09.2016).

The Center for Freshwater Biology (CFB) // <http://cfb.unh.edu> : [site]. URL: http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Cyanobacteria/cyano_filaments/cyano_unbranched_fil/untapered_filaments/heterocysts/vis_sheath/NOSTOC/Nostoc_Image_page.html (accessed: 13.09.2016).

The Center for Freshwater Biology (CFB) // <http://cfb.unh.edu> : [site]. URL: http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Cyanobacteria/cyano_unicells/SYNECHOCYSTIS/Synechocystis_key.htm (accessed: 13.09.2016).

Turner S., Huang T.-C., Chaw S.-M. Molecular phylogeny of nitrogen-fixing unicellular cyanobacteria // Botanical Bulletin of Academia Sinica. 2001. Vol. 42. P. 181–186.

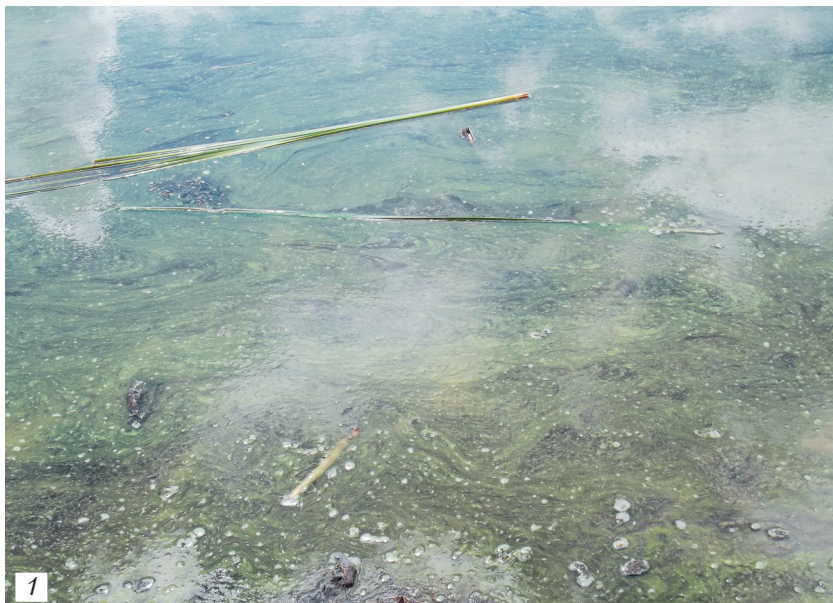
Villareal J. C., Renner S. S. Hornwort pyrenoids, carbon-concentrating structures, evolved and were lost at least five times during the last 100 million years // PNAS. 2012. Vol. 46. P. 18873–18878.

Walsby A. E., Rihm J. van, Cohen Y. The biology of a new gas-vacuolate cyanobacterium, *Dactylococcopsis salina* sp. nov., in Solar Lake // Proceeding of the Royal Society of London. 1983. Vol. 217. P. 417–447.

Wikimedia commons database // [wikimedia.org/wiki/File:Numbers_Pyramid.svg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Numbers_Pyramid.svg) : [site]. URL: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Numbers_Pyramid.svg (accessed: 13.09.2016).

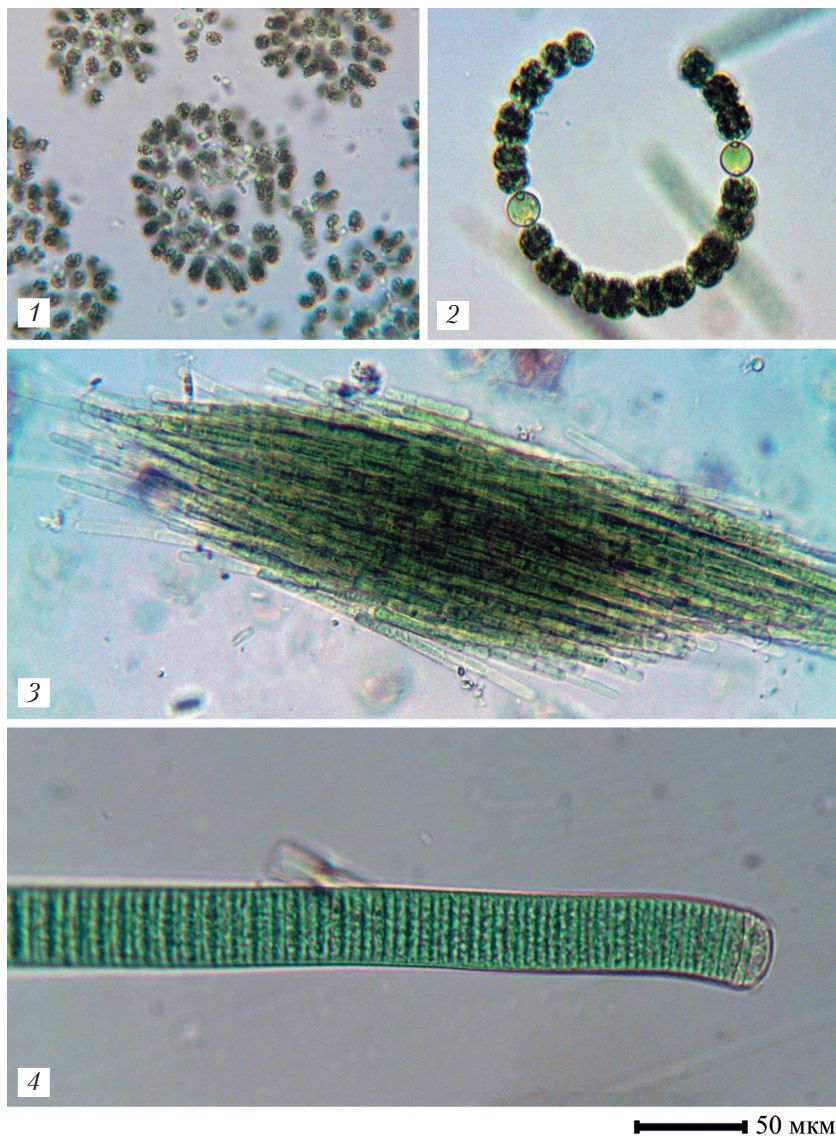
Wikipedia. The Free Encyclopedia // [en.wikipedia.org](https://en.wikipedia.org/wiki/File:Arthrospira_jenneri.jpg) : [site]. URL: https://en.wikipedia.org/wiki/File:Arthrospira_jenneri.jpg (accessed: 13.09.2016).

Yoon H. S., Müller K.M., Sheath R. G. et al. Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta) // Journal of Phycology. 2006. Vol. 42. P. 482–492.



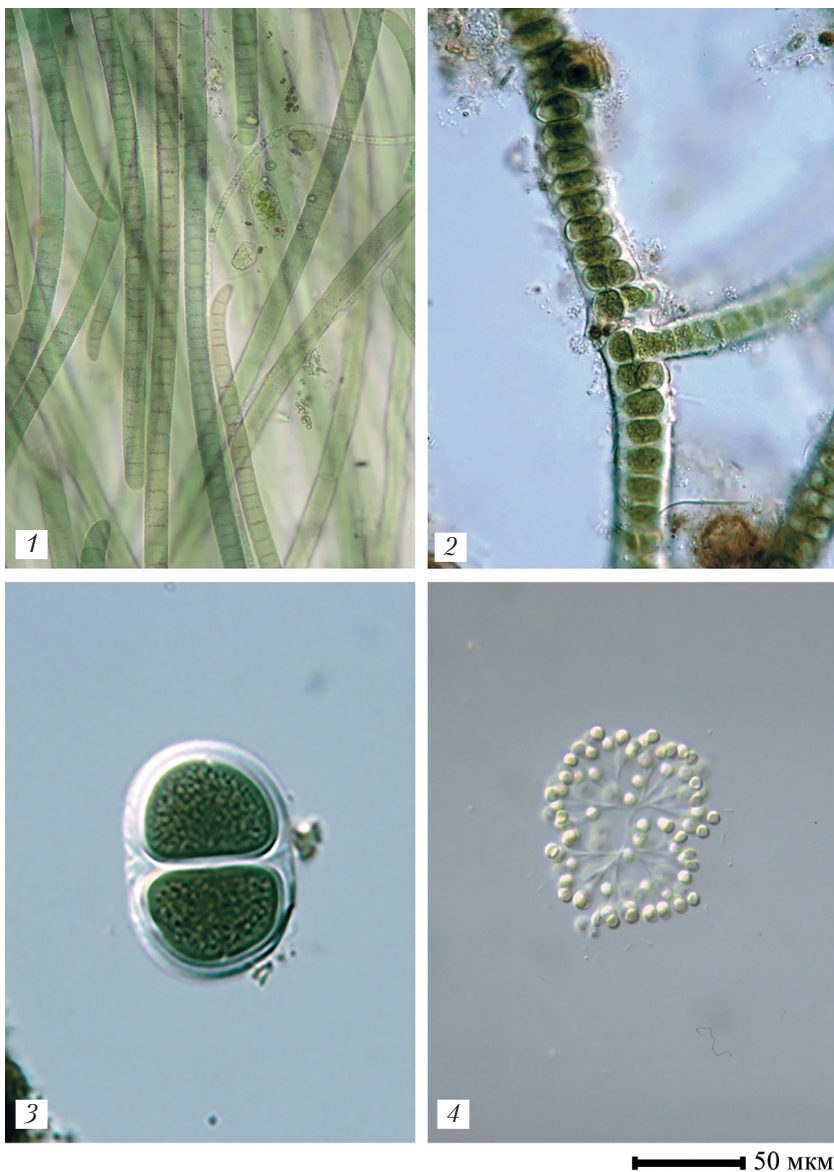
Ил. 1. Цветение воды:

1 — *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing в озере Теняк; 2 — *Anabaena crassa* (Lemmermann) Komárková-Legnová & Cronberg и *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault в Староуткинском пруду



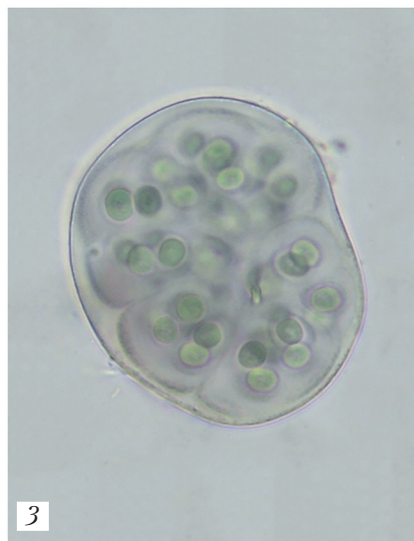
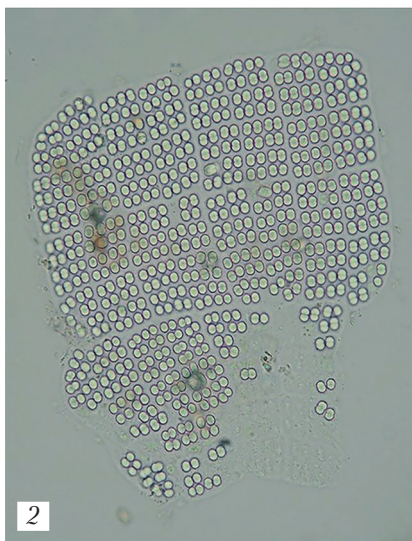
Ил. 2. Сине-зеленые водоросли:

1 — *Microcystis aeruginosa* (Kützinger) Kützinger; 2 — *Anabaena crassa* (Lemmermann) Komárková-Legnová & Cronberg; 3 — *Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet & Flahault; 4 — *Oscillatoria limosa* C. Agardh ex Gommont



Ил. 3. Сине-зеленые водоросли:

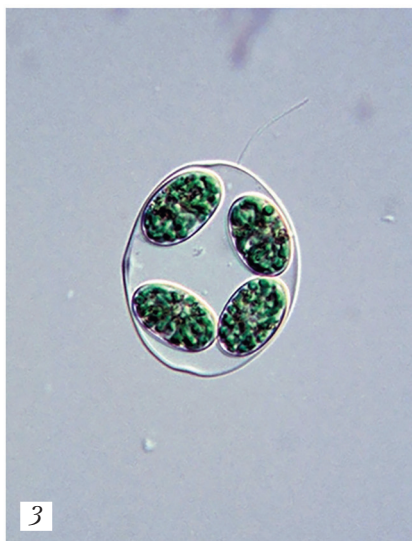
1 — *Phormidium* sp.; 2 — *Stigonema* sp.; 3 — *Chroococcus* sp.; 4 — *Snowella* sp.



— 50 мкм

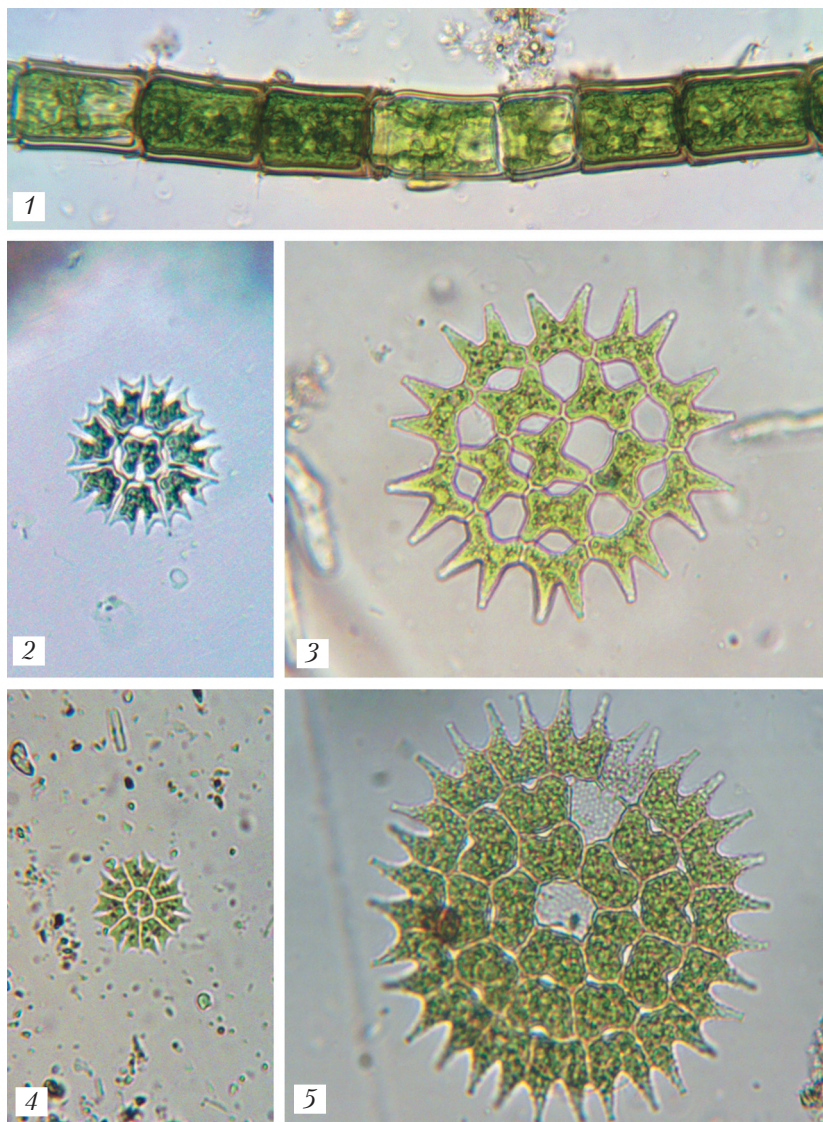
Ил. 4. Сине-зеленые водоросли:

1 — *Nostoc* sp. в озере Теняк; 2 — *Merismopedia* sp.; 3 — *Gleocapsa* sp.



50 мкм

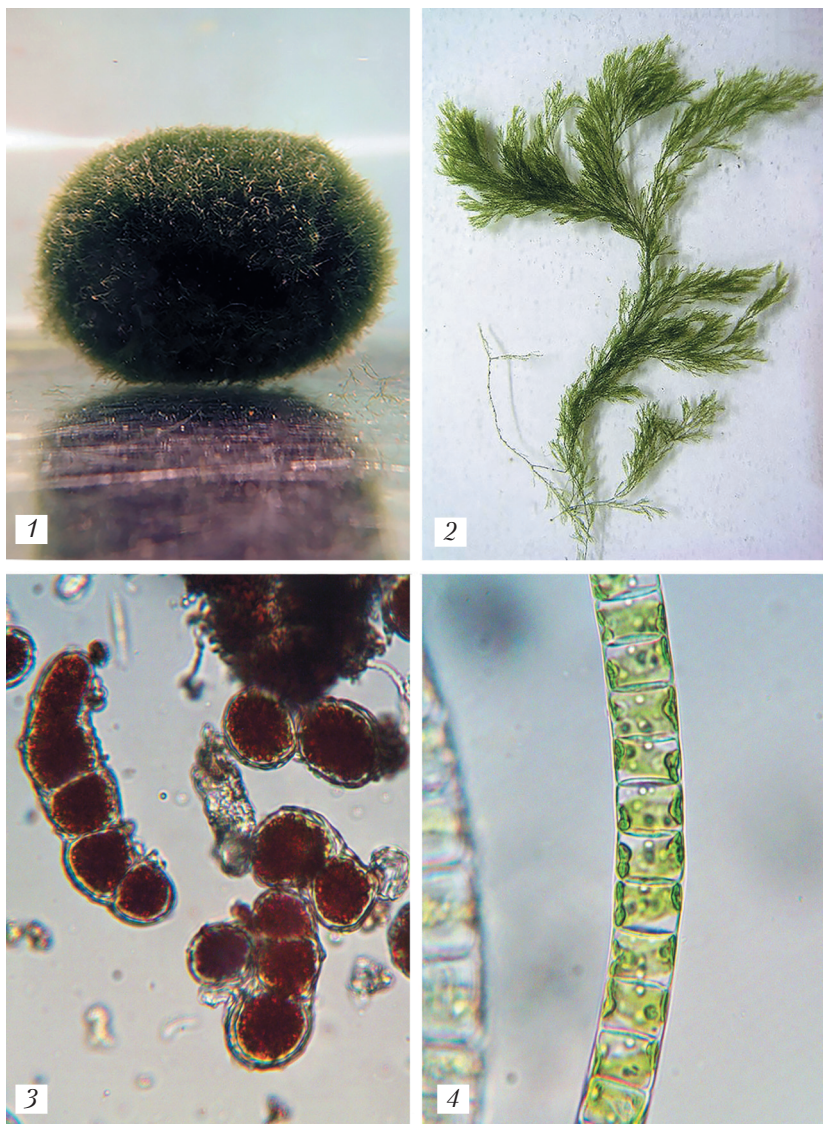
Ил. 5. Красные (1, 2) и глаукофитовые (3) водоросли:
 1 — *Batrachospermum* sp.; 2 — *Compsopogon caeruleus* (Balbis ex C. Agardh) Montagne;
 3 — *Glaucocystis nostochinearum* Itzigsohn



50 мкм

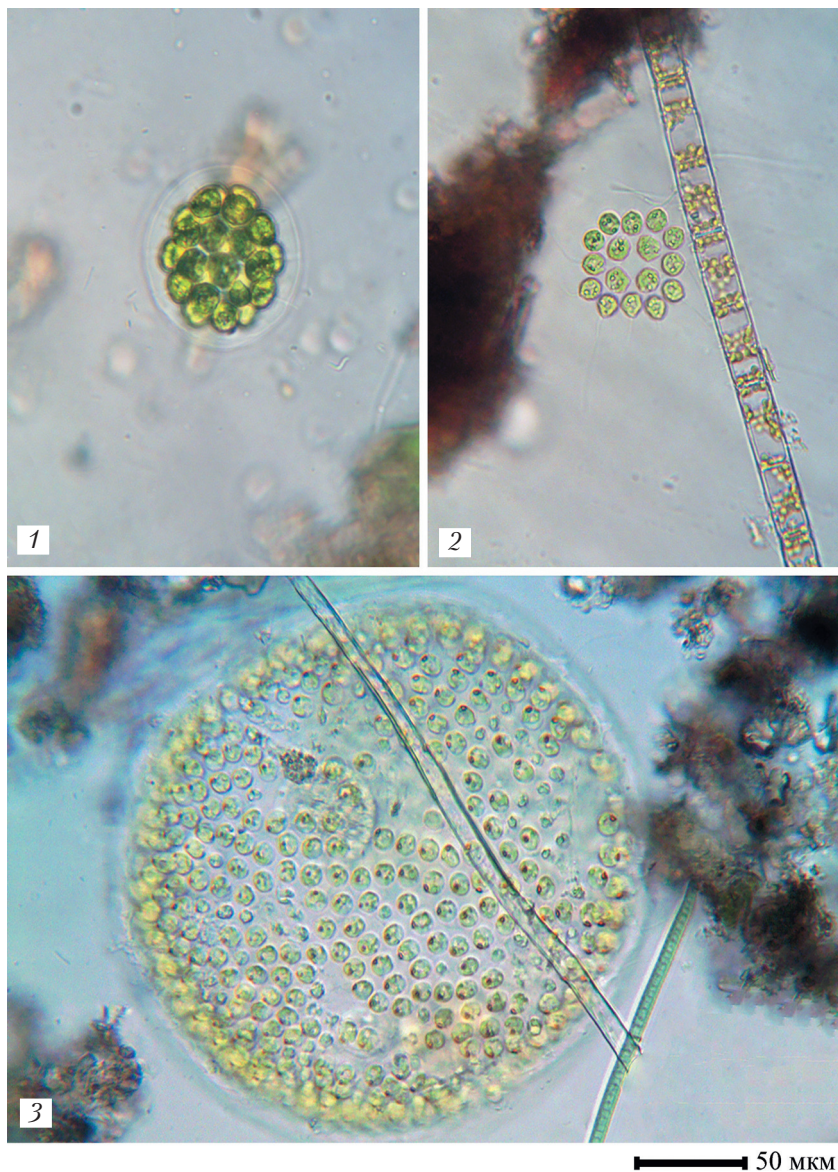
Ил. 6. Зеленые водоросли:

1 – *Oedogonium* sp.; 2 – *Pediastrum biradiatum* Meyen; 3 – *Pediastrum duplex* Meyen; 4 – *Pediastrum tetras* (Ehrenberg) Ralfs; 5 – *Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini

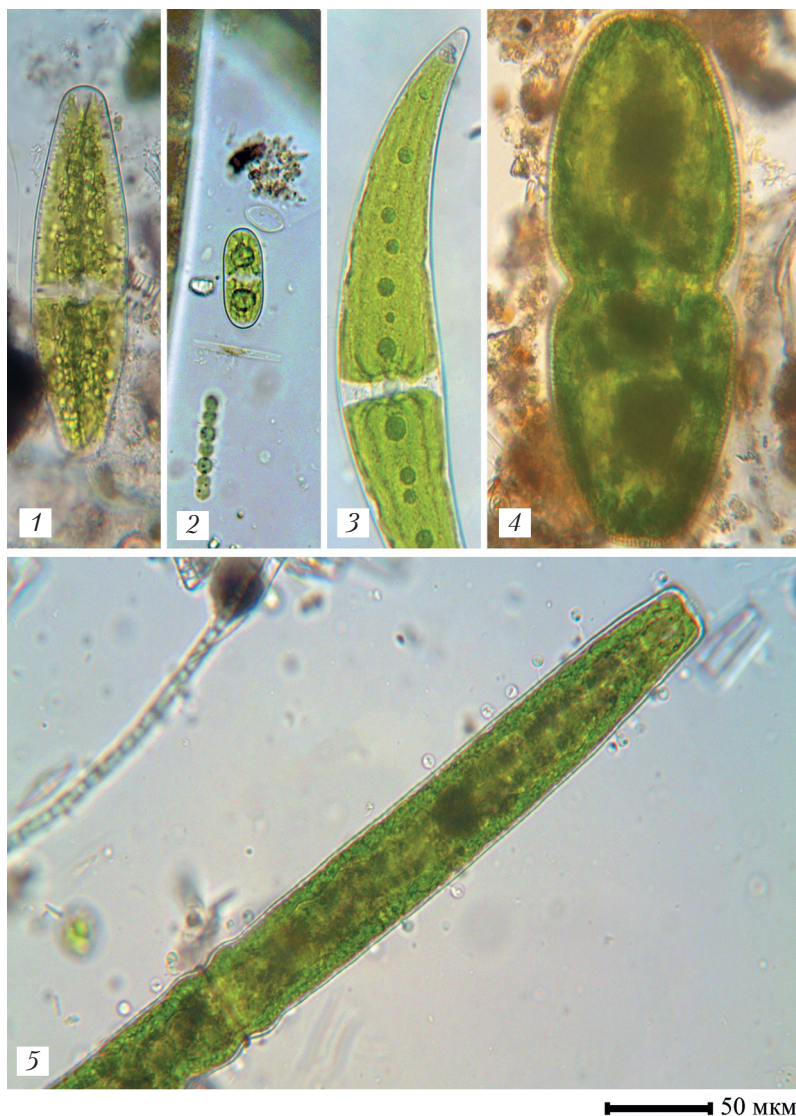


Ил. 7. Зеленые водоросли:

1 – *Aegagropila linnaei* Kützing; 2 – *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützing; 3 – *Trentepohlia umbrina* (Kützing) Bornet; 4 – *Ulothrix zonata* (F. Weber & Mohr) Kützing

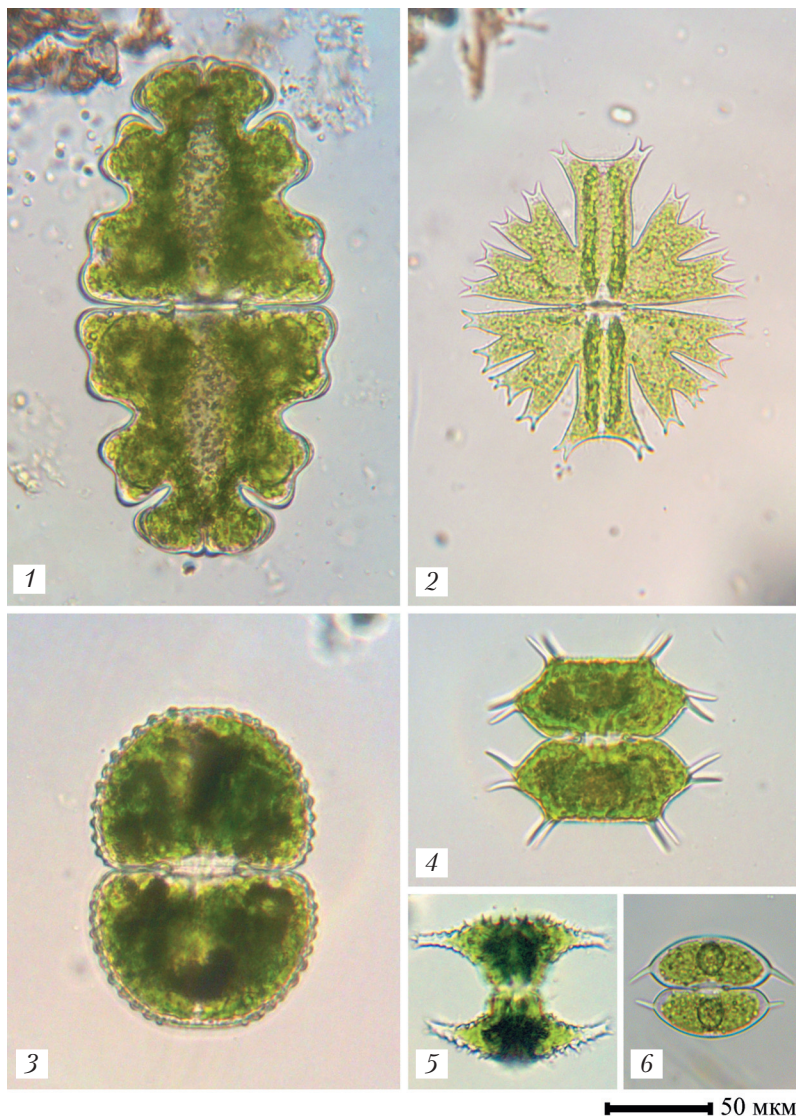


Ил. 8. Зеленые водоросли:
 1 – *Pandorina morum* (O. F. Müller) Bory; 2 – *Gonium pectorale* O. F. Müller; 3 – *Volvox aureus* Ehrenberg



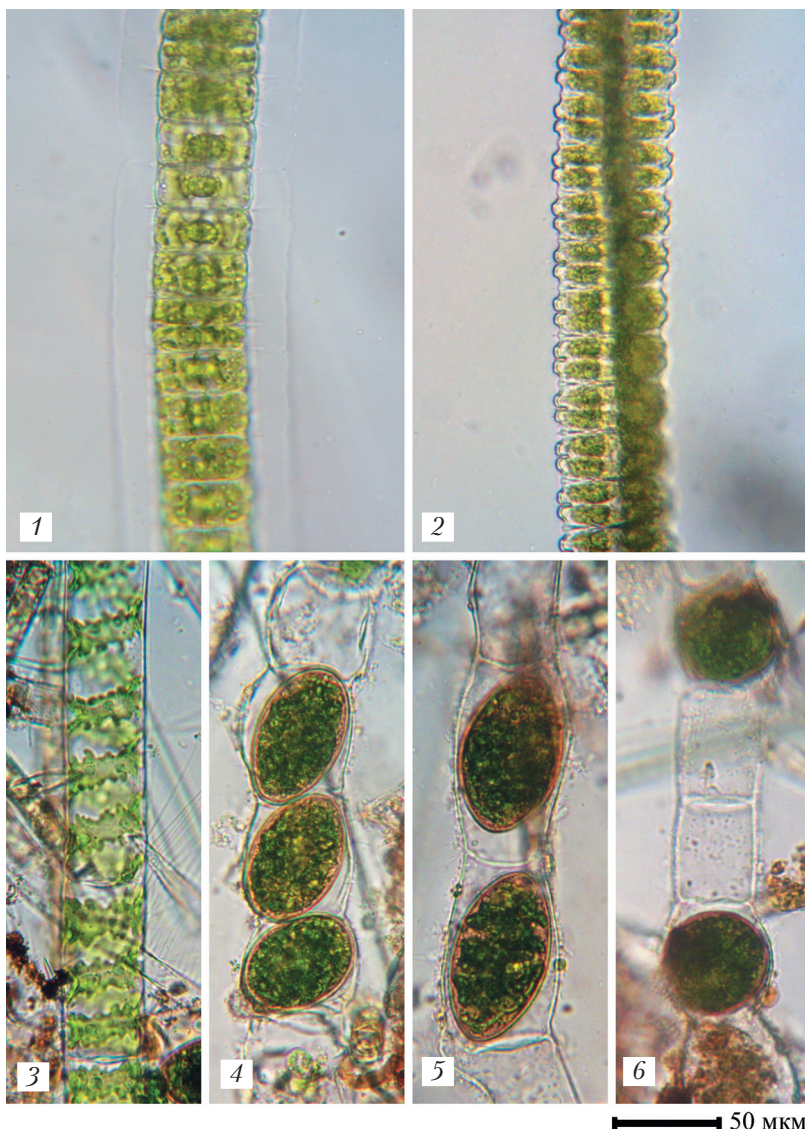
Ил. 9. Десмидиевые водоросли:

1 – *Netrium digitus* (Brébisson ex Ralfs) Itzigsohn et Rothe; 2 – *Penium polymorphum* (Perty) Perty; 3 – *Closterium moniliferum* Ehrenberg ex Ralfs; 4 – *Actinotaenium turgidum* (Brébisson ex Ralfs) Teiling; 5 – *Pleurotaenium trabecula* Nägeli

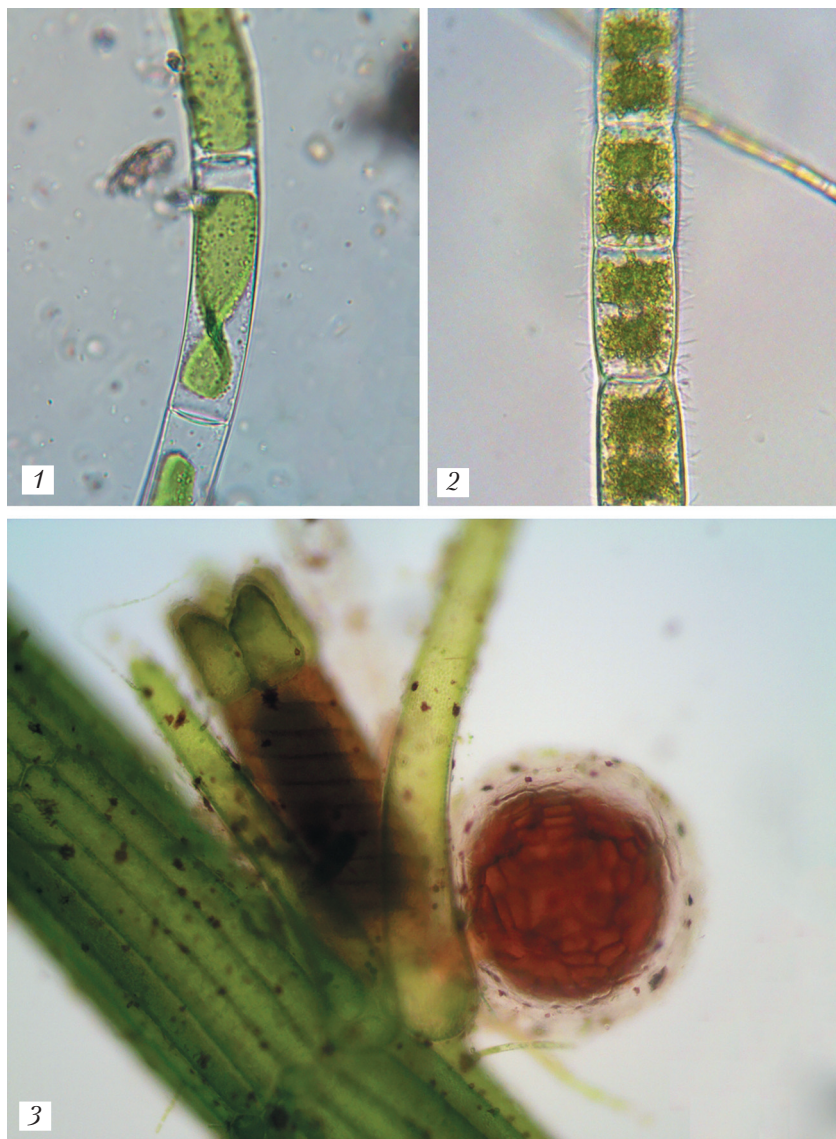


Ил. 10. Десмидиевые водоросли:

- 1 – *Euastrum oblongum* Ralfs; 2 – *Micrasterias crux-melitensis* (Ehrenberg) Trevisan; 3 – *Cosmarium hornavanense* Gutwinski;
 4 – *Xanthidium antilopaeum* Kützing; 5 – *Staurostrum manfeldtii* Delponte;
 6 – *Staurodesmus convergens* (Ehrenberg ex Ralfs) S. Lillieroth



Ил. 11. Десмидиевые и зигнемовые водоросли:
 1 – *Hyalotheca dissiliens* Brébisson ex Ralfs; 2 – *Desmidium swartzii*
 C. Agardh ex Ralfs; 3–6 – *Spirogyra decimina* (O. F. Müller) Dumor-
 tier (3 – стерильная нить, 4 – нить после лестничной конъюгации,
 5, 6 – нить после боковой конъюгации)



Ил. 12. Зигнемовые и харовые водоросли:
 1 – *Mougeotia* sp.; 2 – *Zygnema* sp.; 3 – Гаметангии *Chara globularis*
 Thuiller

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ВОДОРΟΣЛЕЙ

- Actinastrum* Lagerh. **67**, 170
fluviatile (J. L. B. Schröder) Fott 171
hantzschii Lagerheim 68, 171
- Actinotaenium* (Nägeli) Teiling **132**
turgidum (Brébisson ex Ralfs) Teiling
 183; ил. 9, 4
- Acutodesmus* (Hegew.) Tsar. **68**, 109
acuminatus (Lagerheim) P. M. Tsarenko 168
acutiformis (Schröder) Tsarenko & D. M. John 170
bernardi (G. M. Smith) E. Hegewald, C. Bock & Krienitz 168
pectinatus (Meyen) Tsarenko 168
- Aegagropila* Kützing **68**
linnaei Kützing 68; ил. 7, 1
sauteri (Nees von Eisenbeck ex Kützing) Kützing 156
- Amscottia* Grönblad 129
- Anabaena* Bory de Saint-Vincent ex Bornet & Flahault 21, 24, 37, 40, **43**
aequalis Borge 150
circinalis Rabenhorst ex Bornet & Flahault 150, 151
constricta (Szafer) Geitler 150
crassa (Lemmermann) Komárková-Legnová & Cronberg ил. 1, 2; ил. 2, 2
flosaquae Brébisson ex Bornet & Flahault 151
hassalii Wittrock ex Lemmermann 151
lemmermannii P. G. Richter 150
planctonica Brunthaler 150
scheremetieviae Elenkin f. *scheremetievii* 150
scheremetieviae f. *ovalispora* Elenkin 150
spiroides Klebahn 150
variabilis Kützing ex Bornet & Flahault 150
- Ankistrodesmus* Corda **68**, 96, 110, 171
acicularis (Braun) Korshikov 111
bernardii Komárek 69
falcatus (Corda) Ralfs 171
fusiformis Corda 171
spiralis (W.B. Turner) Lemmermann 69, 168
- Ankyra* Fott **69**, 160
ancora f. *issajevii* (Kisselev) Fott 70
judayi (G. M. Smith) Fott 161
lanceolata (Korschikov) Fott 160
ocellata (Korschikov) Fott 161
- Aphanizomenon* A. Morren ex É. Bornet & C. Flahault 21, **44**
elenkinii Kisselev 146, 151
flosaquae Ralfs ex Bornet & Flahault 146, 151; ил. 1, 2; ил. 2, 3
- Aphanothece* C. Nägeli 26, **45**
castagnei (Kützing) Rabenhorst 148
clathrata West et G. S. West 148
elabens (Brébisson ex Meneghini) Elenkin 147
saxicola Nägeli 148
stagnina (Sprengel) A. Braun 147
- Arthrospira* Sitzenberger ex Gomont **46**
jenneri Stizenberger ex Gomont 46
laxa (G. M. Smith) W. B. Crow 151
maxima Setchell & N. L. Gardner in N. L. Gardner 46
okensis C. Meyer 151
platensis Gomont 46
- Asterarcys* Comas Gonzales 82
- Asterionella* Hassall 21
- Batrachospermum* Roth 22, **64**, 139, 144; ил. 5, 1
- Binuclearia* Wittrock **70**
tectorum (Kützing) Berger ex Wichmann 154

- Botryococcus* Kützing **70**
braunii Kützing 71, 175
- Bulbochaete* C. Agardh **71**
mirabilis Wittrock ex Hirn 155
nana Wittrock ex Hirn 72
- Carteria* Diesing **72**, 156
crucifera Korschikov 156
multifilis (Fresenius) O. Dill 156
- Caulerpa* J. V. Lamouroux 17
- Chaetophora* F. Schrank 22, **72**
elegans (Roth) C. Agardh 155
- Chamaesiphon* Br. et Grun. **47**
curvatus Nordstedt 48
gracilis Rabenhorst 48, 145, 146
- Chantransia* A. P. De Candolle 22
- Chara* L. 22, 40, 122, **124**
globularis Thuiller 183; ил. 12, 3
vulgaris Linnaeus 123
- Characioclhoris* Pascher **74**
apiculata Korschikov 159
- Characium* A. Braun **73**, 97, 159
acuminatum A. Braun 159
ornitocephalum A. Braun 159
sieboldii A. Braun 159
- Chlamydocapsa* Fott **74**
ampla (Kützing) Fott 176
lobata Broady 75
- Chlamydomonas* Ehrenberg 17, 18, 19, 21, **75**, 157
atactogama Korshikov 75
conferta Korschikov 157
ehrenbergii Gorozhankin 157
nivalis (F. A. Bauer) Wille 67
reinhardii P. A. Dangeard 157
- Chlorangiella* De Toni **76**
basiannulatum (Skuja) P. C. Silva 159
- Chlorella* Beyerinck 16, 26, **76**, 176
ellipsoidea Gerneck 177
vulgaris Beyerinck 76, 77, 176
- Chlorococcum* Meneghini 26, **77**
humicola (Nägeli) Rabenhorst 77
infusionum (Schrank) Meneghini 177
- Chlorogonium* Ehrenberg **78**, 157
elongatum (P. A. Dangeard) Francé 157
euchlorum (Ehrenberg) Ehrenberg 157
- Chloromonas* Gobi **78**, 157
paradoxa Korschikov 157
perforata (Pascher & Jahoda) Gerloff & H. Ettl 78
- Chlorosarcina* Gerneck 17
- Chlorotetraëdron* F. J. MacEntee,
H. C. Bold & P. A. Archibald **79**
incus (Teiling) Komárek & Kovácik 162
- Chroococcus* Nägeli 147, ил. 3, 3
- Chrysamoeba* G. A. Klebs 17
- Cladophora* Kützing 17, 22, **79**, 80, 154, 156
aegagropila (Linnaeus) Trevisan 68
fracta (O. F. Müller ex Vahl) Kützing 156
glomerata (Linnaeus) Kützing 156;
ил. 7, 2
- Closteriopsis* Lemm. **80**
acicularis (Chodat) J. H. Belcher & Swale 81, 170
scolia A. Comas 80
- Closterium* Nitzsch ex Ralfs 22, 128, 129, 130, 131, **132**
acerosum Ehrenberg ex Ralfs 179
cornu Ehrenberg ex Ralfs 179
dianae Ehrenberg ex Ralfs 179
ehrenbergii Meneghini ex Ralfs 132, 179
incurvum Brébisson 179
lineatum Ehrenberg ex Ralfs 179
moniliferum Ehrenberg ex Ralfs 179;
ил. 9, 3
navicula (Brébisson) Lütkenmüller 178
praelongum Brébisson 179
pronum Brébisson 179
regulare Brébisson 179
rostratum Ehrenberg ex Ralfs 179
turgidum Ehrenberg ex Ralfs 179
venus Kützing ex Ralfs 180
- Coelastrum* Nägeli **81**, 175
astroideum De Notaris 175
indicum W. B. Turner 175
microporum Nägeli 175
pulchrum Schmidle 175
reticulatum (P. A. Dangeard) Senn 175
sphaericum Nägeli 175

- Coelosphaerium* Nägeli **48**
confertum West & G. S. West 48
dubium Grunow 48, 148
kuetzingianum Nägeli 48, 148
minutissimum Lemmermann 48, 148
- Coenochloris* Korshikov **82**
fottii (Hindák) Tsarenko 176
korshikoffii Hindák 176
piscinalis Fott 82
- Compsopogon* Montagne **64**
coeruleus (Balbis ex C. Agardh) Montagne 144; ил. 5, 2
- Cosmarium* Corda ex Ralfs 22, 129, 130, 131, **133**
botrytis Meneghini ex Ralfs 181
contractum O. Kirchner 180
crenulatum Nägeli 180
depressum Bailey 180
formosulum Hoff 181
granatum Brébisson ex Ralfs 180
hornavanense Gutwinski 181; ил. 10, 3
impressulum Elfving 180
pachydermum P. Lundell 130
punctulatum Brébisson 181
regnellii Wille 180
subprotumidum Nordstedt 181
- Crucigenia* Morren **82**
fenestrata (Schmidle) Schmidle 172
quadrata Morren 172
tetrapedia (Kirchner) Kuntze 83, 172
- Crucigeniella* Lemm. **83**
apiculata (Lemmermann) Komárek 172
rectangularis (Nägeli) Komárek 172
- Cryptomonas* Ehrenberg 23
- Cyclotella* (Kützing) Brébisson 21
- Dactylococcopsis* Hansgirg **49**
raphidioides Hansgirg 49, 147
scenedesmoides Nygaard 147
- Desmatractum* West & G. S. West **84**
indutum (Geitler) Pascher 160, 177
- Desmidium* C. Agardh ex Ralfs **133**
aptogonum Brébisson 132, 178
swartzii C. Agardh ex Ralfs 178; ил. 11, 2
- Desmococcus* F. Brand 26, **84**
olivaceus (Persoon ex Acharius) J. R. Laundon 172, 175
vulgaris F. Brand 84
- Desmodesmus* (Chodat) S. S. An, T. Friedl & E. Hegewald 85, 109, 164
abundans (Kirchner) E. Hegewald 165
armatus (Chodat) E. Hegewald 165
brasiliensis (Bohlin) E. Hegewald 164
caudatoaculeolatus (Chodat) Tsarenko 166
communis (E. Hegewald) E. Hegewald 166
costatogranulatus (Skuja) E. Hegewald 170
denticulatus (Lagerheim) S. S. An, T. Friedl & E. Hegewald 164
granulatus (West & G. S. West) P. Tsarenko 170
hystrix (Lagerheim) E. Hegewald 164
intermedius (Chodat) E. Hegewald 165
magnus (Meyen) Tsarenko 165, 166
microspina (Chodat) Tsarenko 164
multicauda (Massjuk) P. Tsarenko 165
opoliensis (P. G. Richter) E. Hegewald 165, 166
perforatus (Lemmermann) E. Hegewald 164
protuberans (F. E. Fritsch & M. F. Rich) E. Hegewald 166
serratus (Corda) S. S. An, Friedl & E. Hegewald 164
spinous (Chodat) E. Hegewald 165
subspicatus (Chodat) E. Hegewald et A. Schmidt 165
- Diacanthos* Korshikov **85**
belenophorus Korschikov 85, 160
- Dictyosphaerium* Nägeli **85**, 174
anomalum Korschikov 174
chlorelloides (Nauman) Komárek & Perman 174
pulchellum H. C. Wood. 86
- Didymocystis* Korshikov **86**
inermis (Fott) Fott 170
planctonica Korschikov 170
- Didymogenes* Schmidle **86**

palatina Schmidle 167
Dinobryon Ehrenberg 143
Draparnaldia Bory 22, **87**
plumosa (Vaucher) C. Agardh 155
Elakatothrix Wille **88**
gelatinosa Wille 88
genevensis (Reverdin) Hindák 169
Enteromorpha Link **88**
intestinalis (Linneaus) Nees 139
Eremosphaera De Bary **88**
gigas (W. Archer) Fott & Kalina 175
oocystoides Prescott 89
viridis De Bary 89
Euastrum Ehrenberg ex Ralfs **133**
bidentatum Nägeli 182
germanicum (Schmidle) Willi Krieger 182
oblongum Ralfs 181; ил. 10, 1
verrucosum Ehrenberg ex Ralfs 182
Eudorina Ehrenberg 21, **89**
elegans Ehrenberg 90, 158
Euglena Ehrenberg 21
Fragilaria Lyngbye 21
Franceia Lemmermann **90**
ovalis (Francé) Lemmermann 90
tenuispina Korschikov 162
Friedaea Schmidle 99
Frittschiella Iyengar 17
Fusola Snow 96
Glaucocystis Itzigsohn **65**; ил. 5, 3
nostochinearum Itzigsohn 65
Gloeocapsa Kützing **49**; ил. 4, 3
limnetica (Lemmermann) Hollerbach 149
magma (Brébisson) Kützing 49
minima (Keissler) Hollerbach 149
minima f. *smithii* Hollerbach 149
minor (Kützing) Hollerbach 149
minuta (Kützing) Hollerbach 149
punctata Nägeli 149
turgida (Kützing) Hollerbach 149
Gloeomonas Klebs **91**
ovalis Klebs 157
tecta (Skuja) H. Ettl & O. Ettl 91

Gloeotrichia J. Agardh ex Bornet & Flahault 21, **50**
echinulata P. G. Richter 50, 51, 146
Golenkinia Chodat **91**, 92, 163
paucispina West et G. S. West 163
radiata Chodat 91, 163
Golenkiniopsis Korshikov **91**
solitaria (Korschikov) Korschikov 163
Gomphosphaeria Kützing **51**
aponina Kützing 146
lacustris Chodar 146
Gonatozygon De Bary 129, 130, **134**
brebissonii De Bary 178
monotaeium De Bary 178
Gonium O. F. Müller 21, **92**
pectorale O. F. Müller 92, 158; ил. 8, 2
Gracilaria Greville 63
Granulocystis Hindák **92**, 93
verrucosa (J. V. Roll) Hindák 173
Granulocystopsis Hindák **93**
coronata (Lemmermann) Hindák 173
Haematococcus Flotow **93**
pluvialis Flotow 94, 143, 144
Hildenbrandia Nardo 22
Hyalotheca Ehrenberg ex Ralfs 130, **134**
dissiliens Brébisson ex Ralfs 178; ил. 11, 1
Hydrodictyon Roth **94**
reticulatum (Linnaeus) Bory 95, 105, 141, 154
Hydrurus C. Agardh 17, 22
Juranyiella Hortobagyi 100
Keratococcus Pascher 81
Kirchneriella Schmidle **95**
lunaris (Kirchner) Möbius 167
obesa (West) West & G. S. West 96, 167
Koliella Hindák **96**
longiseta (Vischer) Hindák 154
Korshikoviella P. C. Silva **96**
gracilipes (F. D. Lambert) P. C. Silva 97
limnetica (Lemmermann) P. C. Silva 159
Kryptoperidinium E. Lindemann 11

- Lagerheimia* Chodat **97**, 162
chodatii C. Bernard 162
ciliata (Lagerheim) Chodatllins 163
citiriformis (J. W. Snow) Collins 97, 162
genevensis (Chodat) Chodat 162
longiseta (Lemmermann) Printz 163
marssonii Lemmermann 163
subsalsa Lemmermann 162
wratislaviensis Schroeder 163
- Laminaria* J. V. Lamouroux 17
- Lemanea* Bory 22
- Lepidodinium* Watanabe, Suda, Inouye, Sawaguchi & Chihara 11
- Lyngbya* C. Agardh ex Gomont **51**
aestuarii Liebman ex Gomont 52
contorta Lemmermann 151
kuetzingii Schmidle 151
limnetica Lemmermann 151
- Macrocystis* C. Agardh 16, 25
pyrifer (Linnaeus) C. Agardh 25
- Mallomonas* Perty 143
- Marssoniella* Lemmermann **52**
elegans Lemmermann 53, 148
- Melosira* C. Agardh 21
- Merismopedia* F. J. F. Meyen **53**; ил. 4, 2
elegans A. Braun ex Kützing 53
glauca (Ehrenberg) Kützing 53, 147
minima G. Beck 147
punctata Meyen 147
tenuissima Lemmermann 147
- Mesotaenium* Nägeli 126
- Micractinium* Fresenius 92, **97**, 166
pusillum Fresenius 98, 166
quadrissetum (Lemmermann) G. M. Smith 166
- Micrasterias* C. Agardh ex Ralfs 128, **134**; ил. 10, 2
furcata C. Agardh ex Ralfs 181
rotata Ralfs 131, 181
truncata Brébisson ex Ralfs 181
- Microcystis* Lemm. 21, 42, 49, **54**
aeruginosa (Kützing) Kützing 149; ил. 1, 1; ил. 2, 1
endophytica (G. M. Smith) Elenkin 148
- firma* (Kützing) Schmidle 149
grevillei (Berkeley) Elenkin 149
ichthyoblabe (G. Kunze) Kützing 149
pulverea (H. C. Wood) Forti 149
- Microspora* Thuret **98**
tumidula Hazen 154
- Microthamnion* Nägeli **99**
strictissimum Rabenhorst 155
kuetzingianum Nägeli ex Kützing 99
- Monoraphidium* Komárková-Legnerová 80, **99**, 168
arcuatum (Korschikov) Hindák 168
contortum (Thuret) Komárková-Legnerová 168
griffithii (Berkeley) Komárková-Legnerová 170
irregulare (G. M. Smith) Komárková-Legnerová 168
komarkovae Nygaard 99
minutum (Nägeli) Komárková-Legnerová 167
obtusum (Korschikov) Komárková-Legnerová 170
tortile (West & G. S. West) Komárková-Legnerová 170
- Monostroma kuroshiense* F. Bast 67
- Mougeotia* C. Agardh 22, 126, 127, 128, **134**, 135, 140, 178; ил. 12, 1
- Navicula* Bory 21, 22
- Neochloris* Starr **100**
dissectum (Korschikov) Tsarenko 177
- Nephrochlamys* Korschikov **100**
rotunda Korschikov 173
willeana (Printz) Korschikov 173
- Nephrocytium* Nägeli **100**
agardhianum Nägeli 101, 173
- Netrium* (Nägeli) Itzigsohn & Rothe **135**
digitus (Brébisson ex Ralfs) Itzigsohn et Rothe 180; ил. 9, 1
- Nitella* L. 22, 122, **124**, 183
hyalina (De Candolle) C. Agardh 125
- Nitzschia* Hassall 68
- Nostoc* Vaucher ex Bornet & Flahault 22, 24, 26, 37, **54**; ил. 4, 1
commune f. *sphaericum* (Vaucher) Elenkin 146

- microscopicum* Carmichael ex Bornet & Flahault 55
pruniforme C. Agardh ex Bornet & Flahault 25, 54, 55, 146
punctiforme Hariot 42, 54
Oedogonium Link ex Hirn 22, **101**; ил. 6, *1*
acrosporum De Bary ex Hirn 154
Oocystidium Korshikov **102**
ovale Korschikov 176
Oocystis Nägeli ex A. Braun 21, 93, **102**, 173
borgei J. W. Snow 174
elliptica West 174
lacustris Chodat 174
parva West & G.S. West 174
pseudocoronata Korshikov 102
solitaria Wittrock 174
submarina Lagerheim 174
Oonephris Fott **103**
obesa (West & G. S. West) Fott 173
Oscillatoria Vaucher ex Gomont 21, 22, **55**, 56
agardhii Gomont 153
amoena Gomont 153
curviceps C. Agardh ex Gomont 152
geminata Schwabe ex Gomont 153
granulata N. L. Gardner 153
irrigua Kützing ex Gomont 153
lacustris (Klebahn) Geitler 153
limnetica Lemmermann 153
limosa C. Agardh ex Gomont 152; ил. 2, 4
planctonica Woloszyńska 153
schroeteri (Hansgirg ex Hansgirg) Forti 152
tenuis C. Agardh ex Gomont 152, 153
tenuis f. *woronichiana* Elenkin 153
terebriiformis C. Agardh ex Gomont 153
woronichinii Anissimova 153
Palmaria Stackhouse 63
palmata (Linnaeus) F. Weber & D. Mohr 63
Palmella Lyngbye **103**, 143
miniata Leiblein 159
Pandorina Bory 21, **104**, 158
charkowiensis Korschikov 158
morum (O. F. Müller) Bory 104, 158; ил. 8, *1*
Pediastrum Meyen 17, 21, **104**, 171
angulosum Ehrenberg ex Meneghini 171
biradiatum Meyen 171; ил. 6, 2
boryanum (Turpin) Meneghini 172; ил. 6, 5
clathratum (Schröder) Lemmermann 171
duplex Meyen 171; ил. 6, 3
integrum Nägeli 171
simplex Meyen 105, 171
tetras (Ehrenberg) Ralfs 172; ил. 6, 4
Pedinomonas Korshikov **105**
minor Korschikov 156
Penium Brébisson ex Ralfs 129, **136**
polymorphum (Perty) Perty 180; ил. 9, 2
Phacotus Perty **105**, 157
coccifer Korschikov 157
lenticularis (Ehrenberg) Deising 106, 157
Phormidium Kützing ex Gomont **56**; ил. 3, *1*
ambiguum Gomont 152
autumnale Gomont 57
bijugatum Kongisser 152
cinninatum Itzigsohn 152
foveolarum Gomont 57, 152
molle Gomont 57
mucicola Nauman & Huber-Pestalozzi 152
tenuis Gomont 152
Pinnularia Ehrenberg 22
Plectonema Thuret ex Gomont 26, **57**
notatum Schmidle 151
Pleurastrum Chodat 99
Pleurococcus Meneghini 26
Pleurotaenium Nägeli 131, **136**
ehrenbergii (Ralfs) De Bary 183
trabecula Nägeli 183; ил. 9, 5
truncatum (Brébisson) Nägeli 183
Polyedriopsis Schmidle **106**
spinulosa (Schmidle) Schmidle 161
Porolithon Foslie 24
Porphyra C. Agardh 17, 63

- Prochlorococcus* S. W. Chisholm et al. 38, 42
- Pseudokephyrion* Pascher 143
- Pseudostaurastrum* Chodat 116
- Pteromonas* Seligo **106**, 157
- aculeata* Lemmermann 157
- angulosa* (H. J. Carter) Lemmermann 157
- Pyrobotrys* Arnoldi **107**
- casinoensis* (Playf.) Silva 159
- Quadricoccus* Fott **107**
- verrucosus* Fott 174
- Quadrigula* Printz **107**, 169
- korshikovii* Komárek 169
- pfitzerii* (Schröder) G. M. Smith 169
- Raciborskiella* S. Wislouch **108**
- uroglenoides* Svirenko 158
- Raphidocelis* Hindák **108**
- contorta* (Schmidle) Marvan, Komárek et Comas 167
- subcapitata* (Korschikov) Nygaard et al. 167
- Rayssiella* Edelstein & Prescott **108**
- curvata* (Bohlin) Komárek 174
- Rhabdoderma* Schmidle & Lauterborn **58**
- lineare* Schmidle & Lauterborn **58**, 146
- Roya* West & G. S. West **136**
- obtus* (Brébisson) West & G. S. West 178
- Sargassum* C. Agardh 16
- Scenedesmus* Meyen 21, **109**, 119, 176
- apiculatus* Chodat 169
- arcuatus* (Lemmermann) Lemmermann 169
- bicaudatus* Dedusenko 164
- disciformis* (Chodat) Fott & Komárek 169
- ellipticus* Corda 169
- obliquus* (Turpin) Kützing 109
- obtus* Meyen 169
- parvus* (G. M. Smith) Bourrelly 169
- quadricauda* (Turpin) Brébisson 109, 166
- quadricauda* var. *lefevrii* (Delandré) Dedusenko 165
- Schroederia* Lemmermann **109**, 110, 160
- nitzschoides* (G. S. West) Korschikov 160
- robusta* Korschikov 160
- setigera* (Schröder) Lemmermann 160
- spiralis* (Printz) Korschikov 160
- Scytonema* C. Agardh ex É. Bornet & C. Flahault 26
- Selenastrum* Reinsch 69, **110**, 168
- bibraianus* Reinsch 110, 111, 168
- gracilis* Reinsch 168
- Siderocelis* (Naumann) Fott **111**
- ornata* (Fott) Fott 177
- Siderocystopsis* E. M. F. Swale **111**
- punctifera* (Bolochonzew) Hegewald et Schnepf 163
- Sirogonium* Kützing 127
- pseudofloridanum* (Prescott) Transeau 128
- Snowella* Elenkin **58**; ил. 3, 4
- rosea* (J. W. Snow) Elenkin 58, 148
- Sorastrum* Kützing **111**
- spinulosum* Nägeli 166
- Sphaerocystis* Chodat 21, 82, **112**
- planctonica* (Korschikov) Bourrelly 176
- Spirogyra* Link 19, 22, 126, 127, 128, 135, **137**, 140, 177
- crassa* (Kützing) Kützing 128
- decimina* (O. F. Müller) Dumortier 177; ил. 11, 3-6
- fluviatilis* Hilse 126
- Spondylomorom* Ehrenberg **112**
- quaternarium* Ehrenberg 159
- Staurastrum* Meyen ex Ralfs 128, 129, **137**
- brebissonii* W. Archer 182
- chaetoceros* (Schröder) G.M.Smith 183
- gladiusum* W. B. Turner 182
- inflexum* Brébisson 183
- manfeldtii* Delponte 183; ил. 10, 5
- paradoxum* Meyen ex Ralfs 183
- polymorphum* Brébisson 183
- Staurodesmus* Teiling 131, **137**
- convergens* (Ehrenberg ex Ralfs) S. Lillieroth ил. 10, 6

- cuspidatus* (Brébisson) Teiling 182
Stigeoclonium Kützing **113**, 155
farctum Berthold 155
fasciculare Kützing 156
tenue (C. Agardh) Kützing 156
Stigonema C. Agardh ex Bornet & Flahault 145, ил. 3, 2
Synechococcus Nägeli 10, 26, **59**
aeruginosus Nägeli 145
bigranulatus Skuja 60
elongatus (Nägeli) Nägeli 60, 145
lividus J. J. Copeland 60
Synechocystis C. Sauvageau 42, **60**
aquatilis Sauvageau 61, 145
endobiotica (Elenkin & Hollerbach) Elenkin 61, 145
parvula Perfiliev 145
salina Wisl. 145
Synedra Ehrenberg 68
Tabellaria Ehrenberg ex Kützing 21
Tetradasmus G. M. Smith **114**
obliquus (Turpin) M. J. Wynne 168, 169
Tetraëdron Kützing 95, **114**, 161
caudatum (Corda) Hansgirg 114, 162
minimum (A. Braun) Hansgirg 162
regulare Kützing 162
triangulare Korschikov 161
trigonum (Nägeli) Hansgirg 161
Tetraselmis F. Stein 99
Tetraspora Link ex Desvaux **115**, 156
gelatinosa (Vaucher) Desvaux 156
lubrica (Roth) C. Agardh 156
Tetrastrum Chodat 83, **115**, 163
elegans Playfair 164
heteracanthum (Nordstedt) Chodat 163
staurogeniaeforme (Schroder) Lemmermann 163
triangulare (Chodat) Komárek 172
tricanthum Korshikov 115
Thorea Bory 22
Trachelomonas Ehrenberg 21
Trebouxia Puymaly 26
Trentepohlia Martius 26, **116**, 142, 154, 155; ил. 7, 3
Treubaria C. Bernard **116**, 161
crassispina G. M. Smith 117, 161
plactonica (G. M. Smith) Korschikov 161
setigera (W. Archer) G. M. Smith 161
triappendiculata C. Bernard 117, 161
Tribonema Derbès & Solier 98, 142
Trichodesmium Ehrenberg ex Gomont 40
erythraeum Ehrenberg ex Gomont 38
Trochiscia Kützing **117**
hystrix (Reinsch) Hansgirg 163
Ulothrix Kützing 17, 19, 22, **117**, 154
limnetica Lemmermann 155
subflaccida Wille 118
tenerrima (Kützing) Kützing 155
variabilis Kützing 155
zonata (F. Weber & Mohr) Kützing 118, 155; ил. 7, 4
Vaucheria A. P. de Candolle 142
Verrucodesmus Hegewald **119**
verrucosus (Y. V. Roll) E. Hegewald 170
Volvox Linnaeus 21, **119**, 158
aureus Ehrenberg 119, 120, 158; ил. 8, 3
globator Linnaeus 158
polychlamys Korschikov 158
Volulina Playfair **120**
steinii Playfair 158
Westella De Wildeman **120**
botryoides (West) De Wildeman 120, 174
Willea Schmidle **121**
irregularis (Wille) Schmidle 174
Woronichinia A. A. Elenkin 61, **62**
naegeliana (Unger) Elenkin 62, 148
Xanthidium Ehrenberg ex Ralfs 131, **138**
antilopaeum Kützing 182; ил. 10, 4
cristatum Brébisson ex Ralfs 182
Zygnema C. Agardh 19, 126, 127, 131, 135, **138**, 140, 177; ил. 12, 2
cruciatum (Vaucher) C. Agardh 128
insigne Hassall 128
melanosporum Lagerheim 126
Zygogonium Kützing 127

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	3
Введение.....	5
ВОДОРОСЛИ И ИХ ХАРАКТЕРИСТИКА	
Систематическое положение и эволюция водорослей.....	7
Биология и морфология водорослей.....	16
Экология и распространение водорослей.....	21
Методика сбора и хранения водорослей.....	26
ГРУППЫ ВОДОРОСЛЕЙ	
Тип CYANOBACTERIA — Цианобактерии	
(Сине-зеленые водоросли)	36
Подцарство BILIPHYTA	
Отдел RHODOPHYTA — Красные водоросли.....	62
Отдел GLAUCOPHYTA — Глаукофитовые водоросли.....	64
Подцарство CHLOROPHYTA	
Отдел CHLOROPHYTA — Зеленые водоросли.....	66
Подцарство STREPTOPHYTA	
Отдел CHAROPHYTA — Харовые водоросли	121
Ключ для определения групп водорослей.....	139
Ключ для определения Цианобактерий	145
Ключ для определения Зеленых водорослей.....	154
Ключ для определения Харовых водорослей	177
Словарь терминов	184
Библиографические ссылки	190
Алфавитный указатель латинских названий водорослей.....	195

Учебное издание

Пауков Александр Геннадьевич
Тептина Анжелика Юрьевна
Кутлунина Наталья Анатольевна
Шахматов Андрей Сергеевич
Павловский Евгений Вячеславович

ВОДОРΟΣЛИ

Цианобактерии, красные,
зеленые и харовые водоросли

Учебно-методическое пособие

Завредакцией
Редактор
Корректор
Оригинал-макет

*М. А. Овечкина
Н. В. Чапаева
Н. В. Чапаева
Л. А. Хухаревой*

План выпуска 2017 г. Подписано в печать 31.03.2017.
Формат 60 × 84¹/₁₆. Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Уч.-изд. л. 11,2. Усл. печ. л. 11,86. Тираж 50 экз. Заказ 30.
Издательство Уральского университета
620000, г. Екатеринбург, ул. Тургенева, 4.

Отпечатано в Издательско-полиграфическом центре УрФУ
620000, Екатеринбург, ул. Тургенева, 4.
Тел.: + (343) 350-56-64, 350-90-13
Факс +7 (343) 358-93-06
E-mail: press-urfu@mail.ru

